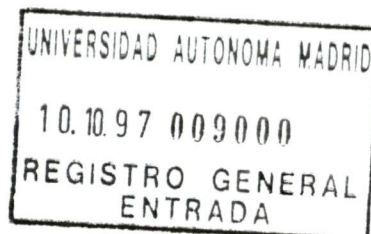


SC
C
1520(I)

**Universidad Autónoma de Madrid
Facultad de Ciencias
Departamento de Biología**

Tesis Doctoral



**Análisis de la estructura de las
comunidades de mamíferos del
Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca.
Revisión de metodologías.**

Presentada por:

Jesús Rodríguez Méndez



Bajo la dirección de:

Dr. José M. Bermúdez de Castro Risueño

Madrid, 1997

*Este trabajo está dedicado a todos aquellos que alguna vez
han luchado para que algo cambiara, desde la seguridad de
que, algún día, se abrirán las grandes alamedas...*

“Los animales, como ya hemos apuntado, hacen cambiar con su acción la naturaleza exterior, lo mismo que el hombre, aunque no en igual medida que él, y estos cambios del medio así provocados repercuten a su vez, como hemos visto, sobre sus autores. Nada en la Naturaleza ocurre de un modo aislado. Cada cosa repercute en la otra y a la inversa, y lo que muchas veces impide a nuestros naturalistas ver claro en los procesos más simples es precisamente el no tomar en consideración este movimiento e interdependencia universales.”

(Friedrich Engels, 1876. *Dialectica de la naturaleza*).

Índice.

1. Objetivos.	1
2. Introducción.	4
2.1. La paleoecología. Objetivos y métodos de estudio.	4
2.1.1. Estudios autoecológicos.	7
2.1.1.1. Actualismo	7
2.1.1.2. Ecomorfología	8
2.1.2. Estudios sienecológicos.	9
2.1.2.1. Diversidad.	9
2.1.2.2. Estructura de comunidades	11
2.1.3. Origen de las acumulaciones fósiles y posibles sesgos.	11
2.1.3.1. Procesos de acumulación de restos de vertebrados	12
2.1.3.2. Yacimientos en cuevas.	15
2.2. Los yacimientos de Atapuerca.	18
2.2.1. Situación geográfica y Geomorfología.	18
2.2.2. La vegetación actual de la Sierra de Atapuerca.	21
2.2.3. Breve sinopsis histórica de las excavaciones.	22
2.2.4. El yacimiento de Galería y Trinchera Norte.	25
2.2.4.1. Estratigrafía y Cronología.	26
2.2.4.2. Palinología.	30
2.2.4.3. Paleontología y Bioestratigrafía.	31
2.2.4.4. Estudios Tafonómicos y Zooarqueológicos.	33
2.2.5. El yacimiento de Gran Dolina.	35
2.2.5.1. Estratigrafía y Cronología.	35
2.2.5.2. Palinología.	37
2.2.5.3. Paleontología y Bioestratigrafía.	40
2.2.5.4. Estudios Tafonómicos y Zooarqueológicos.	42

2.3. Cambios climáticos en el Pleistoceno.	45
2.3.1. Mecanismos causales. Los ciclos astronómicos.	47
2.3.2. La secuencia de cambios climáticos en el Pleistoceno.	50
3. Material y Métodos.	55
3.1. Material.	55
3.2. Métodos	56
3.2.1. Comunidades.	56
3.2.1.1. Comunidades, biomas y ecosistemas.	56
3.2.1.2. Clasificación de las comunidades.	57
3.2.1.3. Elección de las comunidades.	61
3.2.2. Métodos que describen la estructura de comunidades.	64
3.2.2.1. Cenogramas.	64
3.2.2.1.1. Antecedentes.	64
3.2.2.1.2. Medidas empleadas en el presente estudio.	68
3.2.2.2. Clasificación en ecotipos.	70
3.2.2.2.1. Variables empleadas y definición de sus posibles valores.	74
3.2.3. El Medio físico. Variables climáticas.	78
3.2.4. Métodos estadísticos.	81
3.2.4.1. Estimación del peso de especies fósiles. Rectas de regresión.	81
3.2.4.1.1. Rectas de regresión.	85
3.2.4.2. Métodos multivariantes empleados en paleoecología.	92
3.2.4.3. Comparación de medidas, correlaciones y múltiples estimas de probabilidad.	99
4. Estimación del peso de especies fósiles.	105
4.1. Rectas de regresión.	105
4.1.1. Carnívoros.	105
4.1.2. Artiodáctilos.	115
4.2. Pesos estimados para las especies de Atapuerca.	120
4.2.1. Carnívoros.	120
4.2.2. Ungulados.	131

4.2.3. Roedores.	150
4.2.4. Insectívoros.	153
5. Análisis de la estructura de las comunidades.	157
5.1. Clasificación de las comunidades estudiadas en función de variables climáticas.	157
5.2. Clasificación en ecotipos.	160
5.2.1. Análisis de componentes principales.	167
5.2.1.1. Rotación varimax.	180
5.3. Cenogramas.	192
5.3.1. Las "reglas de Legendre".	193
5.3.2. Otras relaciones con variables físicas.	198
5.3.3. Análisis de componentes principales.	206
6. Discusión.	218
6.1. Discusión de los métodos que comparan la estructura de comunidades.	218
6.1.1. Consideraciones generales.	218
6.1.2. Valoración de las metodologías empleadas.	220
6.1.2.1. Cenogramas.	220
6.1.2.1.1. El hueco en la distribución de las presas de tamaños intermedios.	220
6.1.2.1.2. La pendiente de la recta de macropresas.	222
6.1.2.1.3. La pendiente de la recta de micropresas.	222
6.1.2.1.4. Relaciones entre la forma de los cenogramas y las variables físicas.	223
6.1.2.1.5. Consideraciones finales.	225
6.1.2.2. Diversidad ecológica.	226
6.2. Las comunidades de mamíferos del Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca. Estructura Ambiente.	233
6.2.1. Características generales.	223
6.2.2. Yacimiento de Gran Dolina.	243
6.2.2.1. Nivel TDW4.	243
6.2.2.2. Nivel TDW4B.	245
6.2.2.3. Nivel TD6Inf.	245
6.2.2.4. Nivel TD6 superior. (Estrato Aurora).	247

6.2.2.5. Nivel TD8.	249
6.2.3. Yacimiento de Galería.	250
6.2.3.1. Unidad GIIa.	250
6.2.3.2. Unidad GIIb.	251
6.2.3.3. Unidad GIII.	252
6.2.4. Evolución de las comunidades de mamíferos de la Sierra de Atapuerca.	255
7. Conclusiones.	262
7.1. Estado actual de la cuestión y preguntas para el futuro.	269
Apéndice A. Datos de las comunidades actuales analizadas.	272
Apéndice B. Datos empleados en la construcción de las rectas de regresión para estimar el peso.	286
Apéndice C. Rectas de regresión para estimar el peso de especies fósiles.	296
Apéndice D. Clasificación ecológica de las especies presentes en las comunidades actuales analizadas.	304
Apéndice E. Datos climáticos de las localidades incluidas en los análisis.	312
Bibliografía.	340



Agradecimientos

Casi todas las Tesis doctorales comienzan diciendo que habrían sido imposibles sin el concurso y colaboración de numerosas personas. Probablemente en ningún caso es esto tan cierto como en el presente.

En primer lugar, lugar debo agradecer al Dr. José María Bermúdez de Castro, Director de esta Tesis y del Proyecto de Investigación sobre Atapuerca al que pertenezco, el que confiara en mi cuando todavía era un estudiante que estaba acabando el cuarto curso de la carrera, ofreciéndome la oportunidad de iniciar una línea de investigación nueva dentro del proyecto de Atapuerca.

Entrar a formar parte de un equipo como el de Atapuerca es un privilegio para cualquier recién licenciado, y la mejor forma de seguir aprendiendo. En un momento en que todos tendemos hacia la superespecialización, han sido muchas las personas que han contribuido a aumentar mi campo de comprensión y me han dado una visión más global de la investigación. Entre estas personas, como no podía ser de otra forma, destacan los que han estado más cerca de mi durante estos 4 años: Antonio Sánchez, Elena Nicolás, Belén Márquez y los Doctores Marina Mosquera, Carlos Díez, Yolanda Fernández, Antonio Rosas, y Jan van der Made, además del ya mencionado José M. Bermúdez de Castro. Si a los conocimientos que me han reportado las discusiones con ellos unimos las satisfacciones que me ha proporcionado su calidad humana, se comprenderá que mi agradecimiento no pueda expresarse con palabras.

En una investigación como la nuestra, las oportunidades de aprender y convivir no se restringen al trabajo de laboratorio sino que quizás alcanzan su cénit durante las campañas de excavación. Por esta razón las palabras anteriores deben hacerse extensivas al Dr. Eudald Carbonell y a todo el equipo del LAUT.

No puedo olvidarme del Profesor Emiliano Aguirre, sin cuya iniciativa ninguno de nosotros estaríamos aquí.

Quiero agradecer también su esfuerzo y su trabajo a todos aquellos que han formado parte de los equipos de excavación de la Sierra de Atapuerca a lo largo de su ya dilatada historia. En especial, quiero hacer llegar mi agradecimiento a todos los que alguna

vez han participado en una "Brigada Caiman", sin cuyo esfuerzo y "delicado" trabajo ni ésta, ni muchas otras Tesis, hubieran podido realizarse jamás.

Ultimamente se ha escrito hasta la saciedad que el nuestro es un equipo Interdisciplinar, pero uno solo toma verdadera consciencia de lo que esto significa cuando forma parte de él. Quiero con ésto manifestar mi agradecimiento a todos los compañeros que me han ayudado con sus conocimientos específicos. Jan van der Made, Nuria García y César Laplana realizaron las determinaciones taxonómicas y resolvieron muchas de mis dudas. Además, César Laplana me facilitó generosamente las medidas del material de micromamíferos.

El Dr. Peter Andrews y la Dra. Tania King me facilitaron mi estancia en Londres y la consulta de las colecciones del Natural History Museum. Quiero agradecer también a la Dra. Paula Jenkins, conservadora de la colección de Zoología del NHM que me permitiera el acceso a sus colecciones.

La Dra. Josefina Barreiro, conservadora de las colecciones de Zoología del Museo Nacional de Ciencias Naturales me facilitó el acceso a las mismas. Así mismo, el Dr. Arturo Morales me permitió consultar la colección osteológica del Laboratorio de Arqueozoología de la UAM.

Antes de terminar, quiero agradecer especialmente a Antonio Rosas y Jan van der Made sus acertados consejos y comentarios sobre diferentes aspectos de esta Tesis, y a Elena Nicolás y Belén Marquez su inestimable ayuda en esos momentos críticos que preceden al inminente final de toda Tesis Doctoral. No puedo dejar tampoco de agradecer especialmente a Elena que haya soportado, con acendrado estoicismo, mi consustancial y paradigmático mal humor durante los 4 años que hemos compartido el mismo despacho.

Esta Tesis doctoral se inscribe dentro de los proyectos de investigación de la D.G.Y.C.I.T. PB90-0126-C03-01 y PB 93-066-C03-03 y ha sido posible gracias a una beca del Programa Sectorial de Formación de Profesorado y Personal Investigador, Subprograma de Formación de Profesorado Universitario.

1. Objetivos.

Esta Tesis pretende estudiar la evolución de las comunidades de mamíferos del Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca desde un enfoque estrictamente ecológico, no taxonómico. Se pretende también interpretar los cambios en la estructura de las comunidades de mamíferos en función de cambios en los factores ambientales, y poder reconstruir la secuencia de transformaciones en el paisaje de la Sierra de Atapuerca durante el Pleistoceno. La secuencia de Atapuerca es especialmente apropiada para ello porque abarca un periodo de tiempo que va desde el final del Pleistoceno Inferior hasta la segunda mitad del Pleistoceno Medio esto es, de unos 900.000 a 200.000 años antes del presente. El disponer de información de comunidades de mamíferos de una secuencia como esta, procedentes todas de un área geográfica muy limitada permite atribuir los cambios en la estructura de las comunidades a factores únicamente climáticos, al mantener constantes otras variables como los factores edáficos, la topografía, etc.

Para cumplir los objetivos anteriores se revisarán y se adaptarán a estos objetivos concretos, los dos métodos comunmente usados en los estudios de Paleoecología de comunidades conocidos como "Cenogramas" y "Diversidad Ecológica".

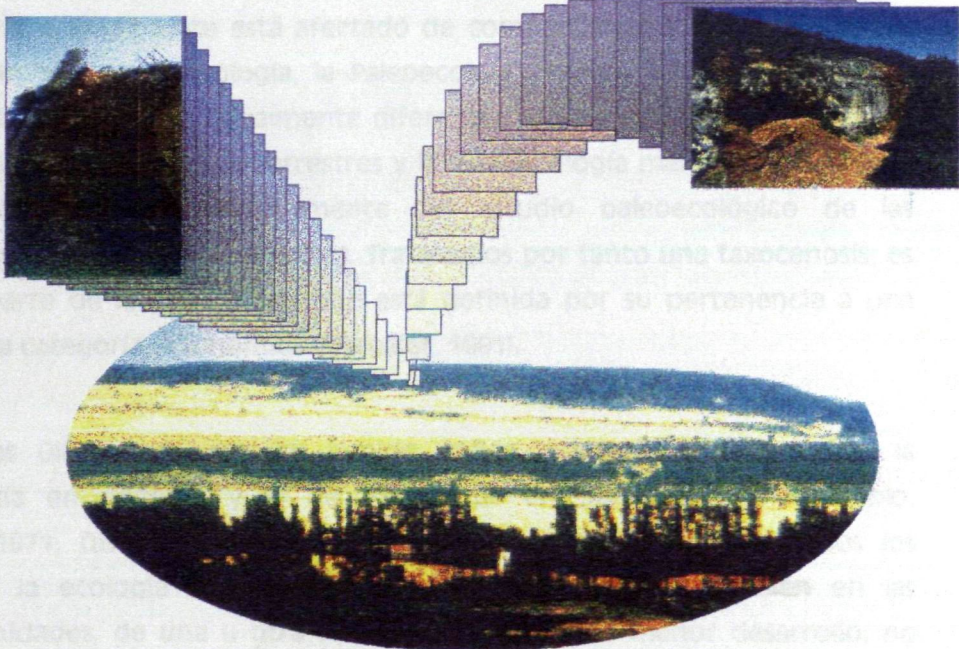


2. Introducción

2.1. La Paleontología: Objetivos y métodos de estudio

El término Paleontología se atribuye a Ernst H. Haeckel, quien lo introdujo para designar la parte de la Biología que estudia las relaciones de los organismos con otros organismos y con el medio en el que habitan (Haeckel, 1877). La Paleontología se ocupa, pues, de inferir estas relaciones de los organismos del pasado. En algunos casos se ha empleado el término Paleontología en un sentido más amplio, en el que se incluye la paleoecología, la paleogeografía, la paleoclimatología, la paleoantropología, la paleobotánica, la paleozoología, etc. Sin embargo, en este trabajo se empleará el término Paleontología en su sentido más restringido, es decir, el que se refiere a la historia de la vida en la Tierra.

Introducción



2. Introducción.

2.1. La Paleoecología. Objetivos y métodos de estudio.

El término ecología se atribuye a Ernst H. Haeckel, quien lo introdujo para designar la parte de la Biología que estudia las relaciones de los organismos con otros organismos y con el medio en el que habitan (Margalef, 1991). La Paleoecología se ocuparía, pues, de inferir estas relaciones en los organismos del pasado. Sin embargo, no siempre se ha empleado el término Paleoecología en este sentido. En los años 60 se llamaba paleoecológicos a los estudios sobre los ambientes sedimentarios. Lawrence (1971), al tiempo que critica este empleo del término propone la siguiente definición de Paleoecología:

"...the field focusing upon interrelationships which occurred, in the geologic past, between living organism and their surrounding"

Cabría matizar esta definición advirtiéndole que en "su medio" (their surrounding) debe incluirse también al resto de los organismos.

Si el campo de la ecología es amplio y diverso igualmente lo es el de la Paleoecología, e igualmente está afectado de compartimentalizaciones. Así, del mismo modo que en la ecología, la Paleoecología animal y la vegetal utilizan metodologías diferentes, e igualmente diferentes son los enfoques y preguntas de la Paleoecología de medios terrestres y la Paleoecología marina. En esta Tesis Doctoral nos ocuparemos únicamente del estudio paleoecológico de las comunidades de mamíferos terrestres. Trataremos por tanto una taxocenosis; es decir una parte de la comunidad que está definida por su pertenencia a una determinada categoría taxonómica (Margalef, 1991).

En las últimas décadas ha habido varios intentos de sistematizar la Paleoecología en general, y la de mamíferos en particular (por ejemplo, Lawrence, 1971; Olson, 1985, Beherensmeyer *et al*, 1992). Aunque todos los campos de la ecología son susceptibles de ser estudiados también en las paleocomunidades, de una u otra forma y con mayor o menor desarrollo, no

todos lo han sido por igual. Los estudios más clásicos se han limitado a reconstrucciones paisajísticas o inferencias sobre el medio en el que habitaban las especies fósiles. Este es el equivalente de los estudios clásicos de Geografía del Paisaje. La Paleobiogeografía, a semejanza de la biogeografía, ha sido probablemente la parte de la Paleoecología más temprana en desarrollarse, pero generalmente no suele ser considerada una parte de la misma.

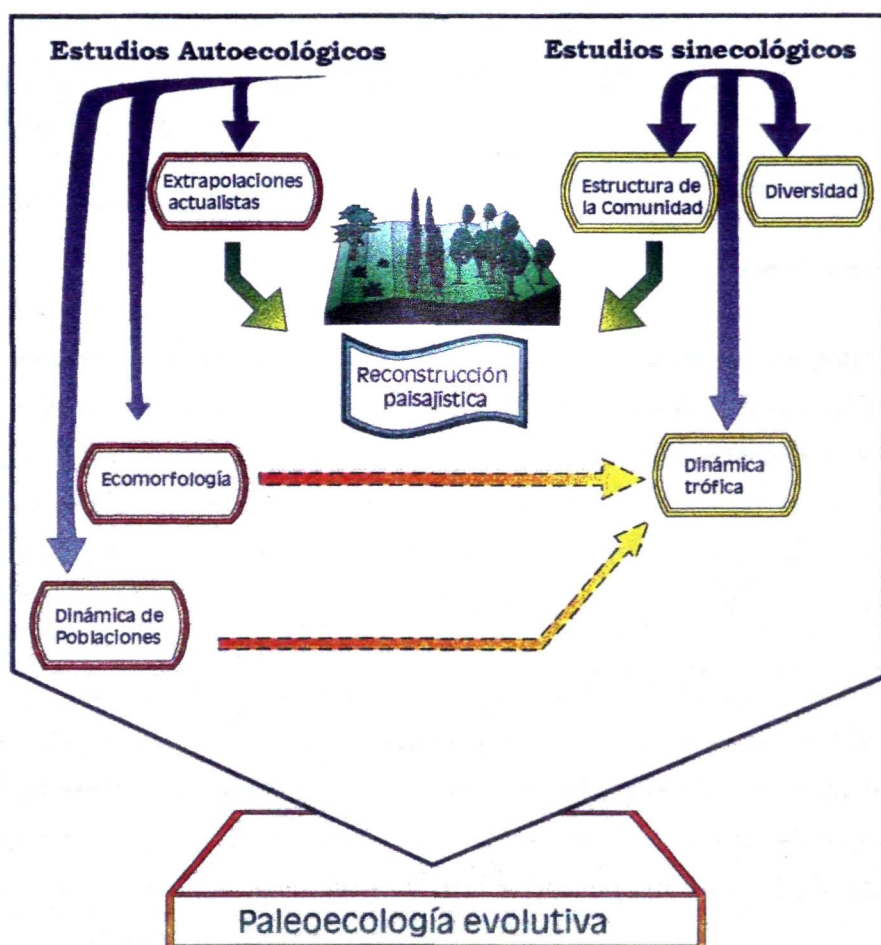
Los estudios de dinámica de poblaciones fósiles cuentan ya con más de 40 años de historia, que arranca con el clásico trabajo de Kurtén (1954), y han sido aplicados tanto a grandes mamíferos (Hulbert, 1982) como a micromamíferos (Bryant, 1991). La dinámica trófica de las paleocomunidades de mamíferos está quizás menos estudiada, pero se han realizado algunos trabajos (por ejemplo Stiner, 1994; Lewis, 1997) y poco se ha hecho para intentar reconstruir redes tróficas de paleocomunidades de mamíferos y modelizar su funcionamiento.

En los últimos años, ha surgido un nuevo campo de investigación que los paleoecólogos reclaman como propio e independiente de la "neoecología"¹; el de la ecología o Paleoecología evolutiva. Wing *et al.* (1992) definen la Paleoecología evolutiva en los siguientes términos:

"The concern of evolutionary paleoecology is with the biotic and abiotic context of extinct organisms and the effects of this context on the evolution of lineages and morphotypes." (pag 3).

Es decir, la Paleoecología evolutiva estudia cómo influyen el medio físico y el resto de organismos de la comunidad en la evolución de las especies, pero también la evolución de los ecosistemas como tales a largo plazo, y del funcionamiento de los mismos. La Figura 1 intenta esquematizar las relaciones entre las diferentes subdisciplinas de la Paleoecología.

¹ Empleo el término neoecología por contraposición al de Paleoecología; entendiéndolo por tal el estudio de los ecosistemas actuales, es decir lo que comunmente llamamos ecología. El término ecología debería, pues, emplearse para englobar tanto a los estudios sobre ecosistemas fósiles (Paleoecología) como los de ecosistemas actuales (neoecología).



A continuación vamos a intentar resumir de forma sistemática las diferentes metodologías empleadas en Paleoecología de mamíferos. Al igual que en ecología, cabe hacer una primera distinción entre los estudios paleoautoecológicos, es decir los que se centran en una especie o tratan a cada especie por separado, y los estudios paleosinecológicos, o aquellos que tratan a la comunidad (la paleocomunidad en nuestro caso) en su conjunto (Lawrence, 1971).

2.1.1. Estudios autoecológicos.

Como se ha dicho más arriba, este conjunto de métodos tratan a las especies por separado, ya sea con el fin de obtener inferencias sobre las características del medio físico en el que habitaban o sobre su forma de vida.

2.1.1.1. Actualismo.

Todos los estudios paleoecológicos, y paleontológicos en general, hacen uso de una manera o de otra del actualismo. En su versión más simple, y también más ingenua, el pasado se interpreta como una extensión del presente. Así, si nuestro objetivo es inferir el medio en el que habitaba una especie fósil, estudiamos los ambientes en los que encontramos a sus descendientes actuales o a especies filogenéticamente próximas y extrapolamos el resultado a nuestra especie problema.

Este es el método empleado en los estudios palinológicos (ver por ejemplo García Antón, 1995, Kershaw & Nix, 1988) o en estudios con microfósiles marinos (Bradley, 1985) y también ha sido aplicado a los mamíferos, particularmente a especies del Pleistoceno (por ejemplo Geraads *et al.* 1986; Burns, 1991; Kolfschoten, 1995). La metodología con que se acompaña este enfoque puede ser bastante refinada. Por ejemplo Avery (1992) emplea ecuaciones de regresión y análisis factorial para estimar la temperatura y precipitación pretéritas de localidades concretas basándose en la distribución actual de especies de roedores e insectívoros en Africa.

Las dificultades con las que choca esta aproximación al problema cuando se aplica a mamíferos son evidentes. En primer lugar, es absolutamente inviable cuando tratamos con especies de mamíferos sin descendientes o relativos próximos actuales, lo cual es menos acusado en el Pleistoceno pero se va haciendo más frecuente a medida que nos alejamos del presente. Van Couvering (1980) intenta corregir este problema adjudicando diferente peso a cada una de las especies de la asociación en función de su grado de parentesco con las especies actuales de las cuales se han inferido las características de la especie fósil. En segundo lugar, aunque estas especies existan en la actualidad y sean descendientes por una línea anagenética de la especie problema no hay garantía

de que sus requerimientos ecológicos sean los mismos. Y por último, aún en el supuesto de que la especie actual tuviera los mismos requerimientos que la especie fósil, no podemos inferir estos requerimientos directamente a partir de su distribución actual, pues ésta no depende únicamente de variables físicas y climáticas, sino también de barreras biogeográficas y ecológicas, competencia con otras especies, relaciones predador-presa, etc.

2.1.1.2. Ecomorfología.

El conjunto de estudios que aquí agrupamos bajo el nombre de "Ecomorfología" se corresponden con los que Andrews (1995) llama "morphological analysis". En estos estudios el actualismo se aplica de una manera menos elemental que en el caso anterior, pues la asunción básica es que estructuras similares cumplen funciones semejantes. De esta manera es posible estudiar especies fósiles de grupos taxonómicos actualmente extinguidos, pues la taxonomía no entra en el análisis. Además, estos métodos asumen implícitamente la posibilidad de que las especies fósiles tengan adaptaciones diferentes a las de sus relativos más próximos actuales.

Estos estudios se han aplicado con éxito para inferir la dieta de especies fósiles. Así, Biknevicius y Ruff (1992) han demostrado que la forma de la sección del cuerpo mandibular de los carnívoros actuales varía según el tipo de alimentación de éstos y Solounias y Moelleken (1993) dividen a los rumiantes fósiles en "ramoneadores", "pacedores" o "intermedios" en función de la morfología del premaxilar.

Así mismo, otro conjunto de estudios han aplicado la ecomorfología para inferir las adaptaciones locomotoras de especies fósiles a partir del postcraneal. Eisenmann (1984) ha observado que la morfología de los huesos distales de las extremidades de los équidos se correlaciona con el tipo de hábitat de la especie (consistencia del terreno, densidad de la vegetación,...) y Van Valkenburgh (1987) diferencia los carnívoros con adaptaciones para trepar, excavar o correr en función de la morfología de las extremidades. Otros autores se han basado en la morfología de las extremidades de los bóvidos para inferir el tipo de hábitat (Plummer y Bishop, 1994; Kappelman *et al.*, 1997).

Estos estudios autoecológicos pueden servir de base para otros estudios en los que se tengan en cuenta las interacciones entre las diferentes especies de la comunidad. Lewis (1997) emplea los estudios ecomorfológicos para determinar los comportamientos de diferentes predadores fósiles, distinguiendo qué tipo de presas podía abatir cada especie de carnívoro, y si podía transportar los cadáveres o no, etc. Estos datos básicos permiten después estimar las posibilidades de carroñeo para los homínidos del Plio-Pleistoceno de África.

2.1.2. Estudios sinecológicos.

La necesidad de un enfoque sinecológico de la Paleoecología de mamíferos ha sido reclamada desde los años 50 (Shotwell, 1953). Sin embargo, en las dos últimas décadas es cuando más técnicas de análisis se han desarrollado desde este punto de vista. Los estudios paleosinecológicos pueden referirse tanto a la estructura como al funcionamiento de las poblaciones, comunidades, o ecosistemas, aunque en la práctica poco se ha hecho para describir o modelizar el funcionamiento y más para describir y comparar la estructura de estos diferentes niveles de organización.

2.1.2.1. Diversidad.

Las causas de los patrones de diversidad que se observan en las biocenosis actuales han centrado el debate de los neoecólogos durante varias décadas (ver por ejemplo MacArthur & MacArthur, 1961; May, 1975; Huston, 1979; Shmida & Wilson, 1985; Owen, 1989). No es de extrañar, por tanto, que también los paleoecólogos hayan volcado su atención hacia el estudio de la diversidad en el pasado.

Los métodos aplicados al estudio de la diversidad de las paleobiocenosis son básicamente los mismos que se aplican al estudio de las comunidades actuales. Rose (1981) compara la diversidad de diferentes paleobiocenosis del Paleoceno y Eoceno utilizando diferentes índices de diversidad y cotejando el patrón de diversidad de sus paleobiocenosis con los modelos teóricos de MacArthur. Estos modelos predicen la diversidad que encontraríamos en comunidades que se hubiesen "ensamblado" bajo determinadas condiciones. Así, si las especies que forman la comunidad se hubieran repartido los nichos

disponibles sin solapamiento entre ellos, en un ambiente no fluctuante y homogéneo, la distribución debería seguir el modelo llamado del "bastón roto" o "broken stick" (Figura 2). En el caso de que las especies solaparan parcialmente sus nichos el patrón debería seguir un modelo diferente (Vandermeer & MacArthur, 1966). Otro modelo teórico alternativo es el de la serie logarítmica (Magurran, 1988) que predice el patrón de diversidad para una comunidad formada por especies que llegan a un habitat sin saturar a intervalos de tiempo no regulares y acaparan igual proporción de la cantidad de recursos remanente. Una revisión de estos modelos puede verse en Magurran (1988) y May (1975).

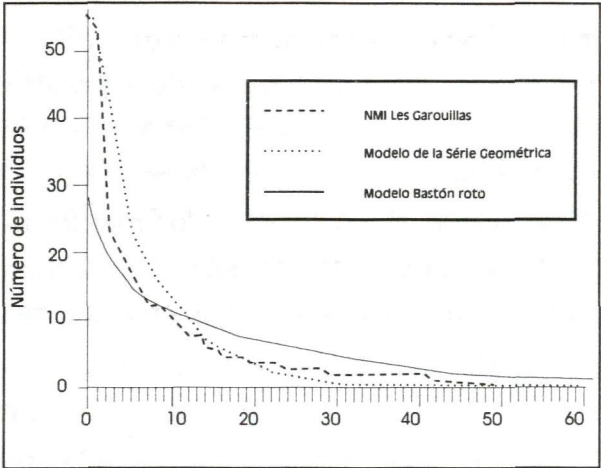


Figura 2. Ejemplo de la comparación del patrón de diversidad de una paleobiocenosis (Garouilles, del Oligoceno de Francia) con dos modelos teóricos. En abscisas se disponen las especies por rango de abundancia (la más abundante a la izquierda) y en ordenadas el número mínimo de individuos. (Redibujado de Legendre, 1995).

En los últimos años varios autores han aplicado los modelos de diversidad al estudio de paleobiocenosis (Bonis, *et al.*, 1992; Gunnell, 1994; Legendre, 1995), interpretando estos patrones como indicadores de si el medio era estable o fluctuante. Estos trabajos olvidan una de las premisas fundamentales de las que parten los modelos teóricos de diversidad, y es que las especies consideradas deben ser potenciales competidoras; es decir, que no tiene sentido comparar los modelos teóricos con la diversidad de toda una biocenosis, incluyendo macro y microfauna, carnívoros y herbívoros, artiodáctilos y roedores. Por otra parte, estos trabajos cometen el error de suponer que la abundancia de cada especie en la muestra es proporcional al tamaño de su población en la paleobiocenosis, cuando sabemos que esto no es cierto. La abundancia de una especie en la muestra

depende, además del tamaño de la población, de la tasa de mortalidad específica de la especie, cuya relación llega a ser de 26:1 entre una musaraña y un elefante (Western, 1980). A esto hay que añadir que ni siquiera están claras las causas de los diferentes patrones de distribución de la diversidad que pueden verse en las comunidades actuales, por lo que la interpretación del hecho de que el patrón de la paleobiocenosis se ajuste a uno u otro modelo es muy difícil.

2.1.2.2. Estructura de comunidades.

El término "estructura de la comunidad" es empleado de forma recurrente tanto en estudios paleoecológicos como neoecológicos, pero raramente es definido. Aquí lo emplearemos en el mismo sentido que Andrews (1996). Las comunidades o biocenosis están formadas por un conjunto de especies que comparten un área determinada y cada una de ellas ocupa un nicho ecológico concreto dentro de la comunidad. El conjunto de esos nichos ecológicos es la estructura de la comunidad. Por esta razón hemos tratado los métodos que consideran la diversidad como algo diferente de los que estudian la estructura de la comunidad pese a que, en un sentido lato, la diversidad es una medida de una propiedad de la estructura de la comunidad.

El concepto de nicho ecológico es complejo, por ello estos métodos intentan reducirlo a una o unas pocas variables cuyos valores puedan inferirse para las especies fósiles. Los valores de estas variables en la paleobiocenosis se comparan con los valores que toman en comunidades actuales o en otras paleobiocenosis. Trataremos estas metodologías con más detenimiento en el apartado de métodos.

2.1.3. Origen de las Acumulaciones fósiles y posibles sesgos.

Cuando un ecólogo aborda el estudio de una comunidad programa un muestreo de la misma. El paleocólogo debe trabajar sobre un "muestreo" que él no ha proyectado: la asociación fósil. Es cierto que no podemos decidir cómo

ha de ser el muestreo de la paleobiocenosis, es decir qué individuos fosilizan y cómo lo hacen, pero sí podemos, y debemos, conocer cómo se ha realizado este proceso. De esta labor se ocupa la Tafonomía. La formalización de la Tafonomía como ciencia se debe a Efremov (1940) quien la entendía como el conocimiento de los procesos que llevan a la formación de un yacimiento. Estos procesos determinan que la asociación no sea equivalente a un muestreo aleatorio sino que haya una selección hacia determinadas especies de la paleobiocenosis.

Según el modelo teórico generalmente aceptado por los tafonólogos, cuando los individuos de una paleobiocenosis mueren pasan a formar parte de una tanatocenosis. Algunos de los elementos de la tanatocenosis resultan eventualmente incorporados a un sedimento, pasando a formar parte de una tafocenosis. La colección de fósiles excavada, recibe el nombre de orictocenosis. Esta nomenclatura está bastante generalizada, aunque existen matices según el autor que la emplee (ver Lyman, 1994). La visión clásica era que el proceso descrito suponía una pérdida de información en cada uno de esos pasos, sin embargo la tafonomía moderna considera que durante este proceso se produce una auténtica ganancia de información que se incorpora al fósil procedente de su entorno (ver Fernández López, 1989).

La orictocenosis recuperada es objeto de estudio de la Taxonomía y de la Tafonomía. La primera se ocupa de clasificar los elementos presentes atribuyéndolos a especies, y la segunda de reconstruir los procesos que se han descrito en el párrafo anterior. Una vez que se ha hecho esto, y sólo entonces, podemos abordar con propiedad estudios paleoecológicos. Por esta razón vamos a tratar a continuación de resumir cómo pueden haber afectado estos procesos a la muestra, provocando que ésta no se corresponda con un auténtico muestreo de la paleobiocenosis.

2.1.3.1. Procesos de acumulación de restos de vertebrados.

Aunque los procesos fosildiagenéticos pueden determinar la destrucción selectiva de los restos de especies determinadas incorporados inicialmente a la tafocenosis (Lyman, 1994), aquí nos centraremos en los posibles sesgos

producidos durante los procesos de acumulación de los restos. Podemos dividir los agentes que intervienen en la acumulación de restos en un yacimiento en bióticos y abióticos. Aunque algunos roedores como los puercoespines (género *Hystrix*) pueden acumular huesos en sus madrigueras (Lyman, 1994) los principales agentes acumuladores bióticos son los predadores y carroñeros. Las rapaces, en especial las estrigiformes, son frecuentes acumuladores de microfauna, ya que estas aves tragan sus presas enteras y regurgitan después los restos esqueléticos y el pelo de las presas ingeridas en forma de pequeñas bolas llamadas egagrópilas. El estado de preservación de los restos esqueléticos depende de la fisiología de la rapaz (pH de su estómago, forma de ingerir la presa, etc) (Andrews, 1990, Fernández Jalvo, 1992a). Estos procesos permiten a su vez identificar al predador, con una mayor o menor incertidumbre, a partir del estudio de los restos de microfauna en sus egagrópilas. Por otra parte, las rapaces ejercen siempre algún tipo de selección sobre los animales que depredan. Esta selección puede ser de dos tipos: por tamaño y por hábitat. La selección por tamaño es típica de todos los predadores, pues por debajo de un tamaño mínimo la energía necesaria para capturar la presa es mayor que la que proporciona su ingesta, y las presas demasiado grandes no pueden ser aprehendidas (Valverde, 1967). La selección por hábitat depende de los hábitos del predador. Por ejemplo, el cárabo (*Strix aluco*) vive y caza fundamentalmente en bosques (Andrews, 1990), por lo que las especies representadas en sus egagrópilas serán las forestales, estando muy poco representadas o ausentes las especies que habiten en zonas más abiertas, aunque estén próximas. Por el contrario, el buho chico (*Asio otus*) puede encontrarse en bosques, pero siempre tiene tendencia a cazar en zonas abiertas, por lo que las especies representadas en sus egagrópilas serían diferentes aunque ambas rapaces hubieran habitado en una misma zona.

Los carnívoros también ejercen estos dos tipos de selección sobre las especies que depredan, pero además también pueden introducir un sesgo en las partes esqueléticas representadas. Este sesgo puede existir también en el caso de las rapaces, pero suele pasar más inadvertido pues los micromamíferos se estudian únicamente a partir de los dientes. Como ya se ha indicado para las rapaces, los predadores seleccionan sus presas fundamentalmente en función del tamaño (ver Figura 3), hasta el punto que el tamaño del predador y el de la presa están altamente correlacionados (Peters, 1983). No debemos olvidar, sin embargo, que esta selección del tamaño de las presas se realiza sobre individuos no sobre especies; es decir que un predador capturará animales en un rango de tamaños

que se incluyen individuos adultos de especies de menor tamaño y juveniles de especies de tamaño mayor, lo cual incrementa el número de especies que pueden estar representadas en una acumulación por carnívoros (Palmqvist *et al.*; 1996).

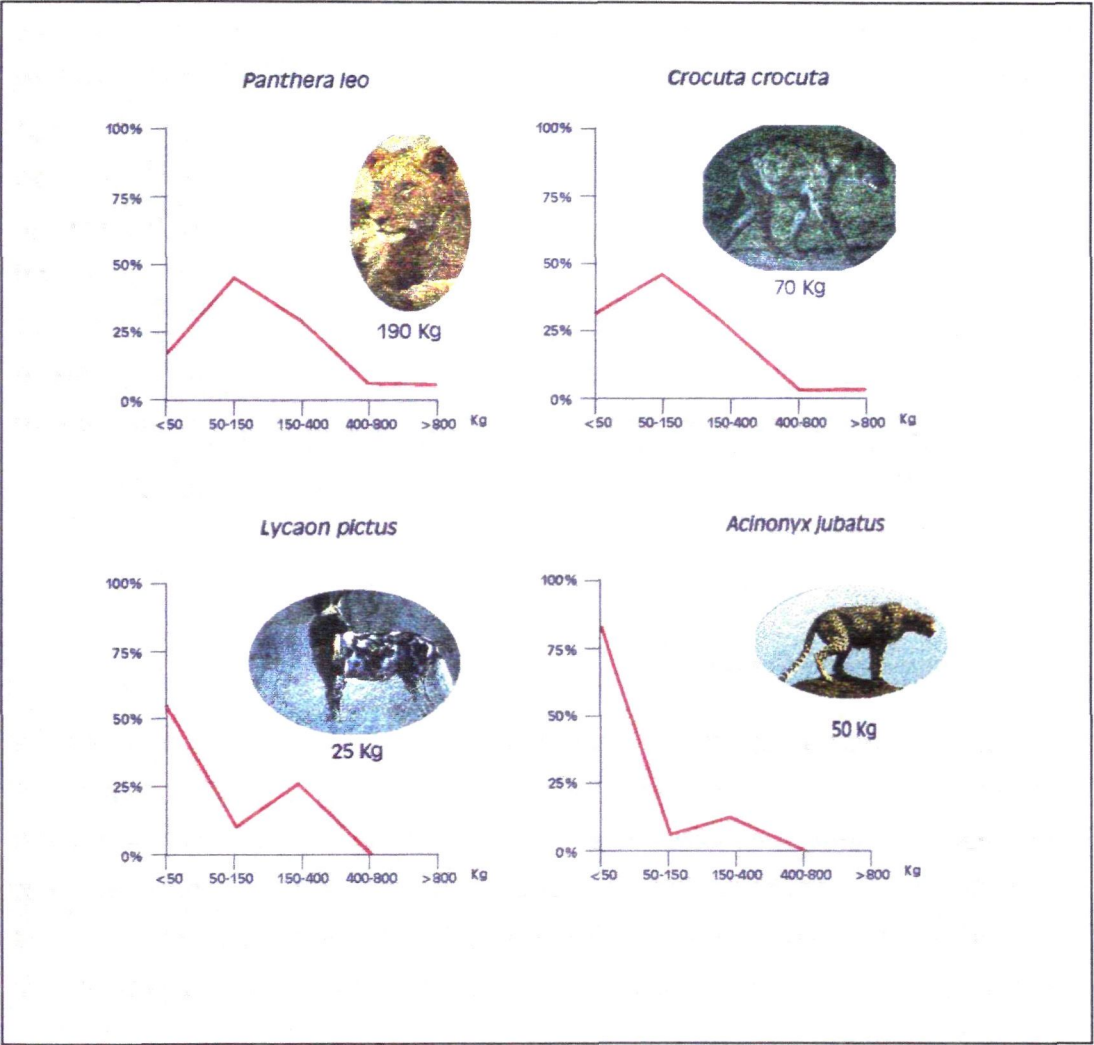


Figura 3. Frecuencia de ungulados cazados por diferentes predadores por categorías de tamaño. Se indica el peso medio del predador. Basado en Palmqvist *et al.* (1996).

Los agentes acumuladores abióticos pueden ser activos o pasivos (Lyman, 1994). El principal agente abiótico activo es el transporte hídrico en sus diferentes formas, ya sea como acumulaciones fluviales, coladas de barro, etc. En este caso

siempre hay una mayor o menor selección por tamaño en función de la energía del medio.

Los agentes acumuladores abióticos pasivos son las trampas naturales. Un ejemplo clásico es el yacimiento de Rancho La Brea en California (Stock, 1956), o las torcas y simas de los yacimientos en ambientes kársticos. Estos últimos los trataremos con más detalle en el siguiente apartado. Las trampas naturales pueden ser selectivas porque sólo los animales comprendidos en un rango determinado de tamaños puedan caer en ellas o porque la trampa actúe a modo de atractor para algunas especies en particular. En principio, las trampas se caracterizan por la presencia de esqueletos enteros, sin embargo en determinados tipos de trampa, como las de caída en sistemas kársticos (ver más abajo) puede haber un acceso secundario de carnívoros, que producirá sobre la tanatocenosis efectos similares a los que tendrían la caza o el carroñeo en un espacio abierto.

2.1.3.2. Yacimientos en Cuevas.

Los sistemas kársticos son ambientes especialmente favorables para la preservación de fósiles de vertebrados. La temperatura y la humedad se mantienen bastante constantes y el pH básico favorece la conservación del hueso. El término "karst" designa un tipo de paisaje que se origina en rocas altamente solubles, en las que se generan cavidades internas por disolución, de manera que el drenaje subterráneo va sustituyendo progresivamente al superficial (Jennings, 1985).

Simms (1994) clasifica los restos fósiles de vertebrados que podemos encontrar en un sistema kárstico en 4 grupos principales, definidos en función de la forma en la que han llegado al interior de la cueva (ver Figura 4). La siguiente clasificación se basa en la del autor citado, con mínimas variaciones.

- I. **Troglobios.** Animales que desarrollan todo su ciclo vital en el interior de las cuevas. Los vertebrados son poco importantes en este grupo, y se

reducirían prácticamente a algunas especies de peces.

II. **Troglófilos.** Organismos que pasan periodos de su ciclo en el interior de las cuevas, pero desarrollan gran parte del mismo en el exterior. Se clasifican en función de la actividad que desarrollen en el interior de la cueva.

A. **Alimentación.** Algunos carnívoros pueden penetrar en las cavidades en busca de animales caídos en trampas naturales. En otros casos, especialmente en zonas áridas, los animales entran en las cuevas en busca de agua.

B. **Refugio e hibernación.** Muchos carnívoros emplean las cuevas como cubiles o lugares de hibernación. El ejemplo más paradigmático que se puede citar para este grupo es, sin duda, el de los úrsidos, los cuales pasan el periodo de hibernación en las cuevas, siendo frecuente encontrar en ellas los esqueletos de individuos muertos durante este periodo.

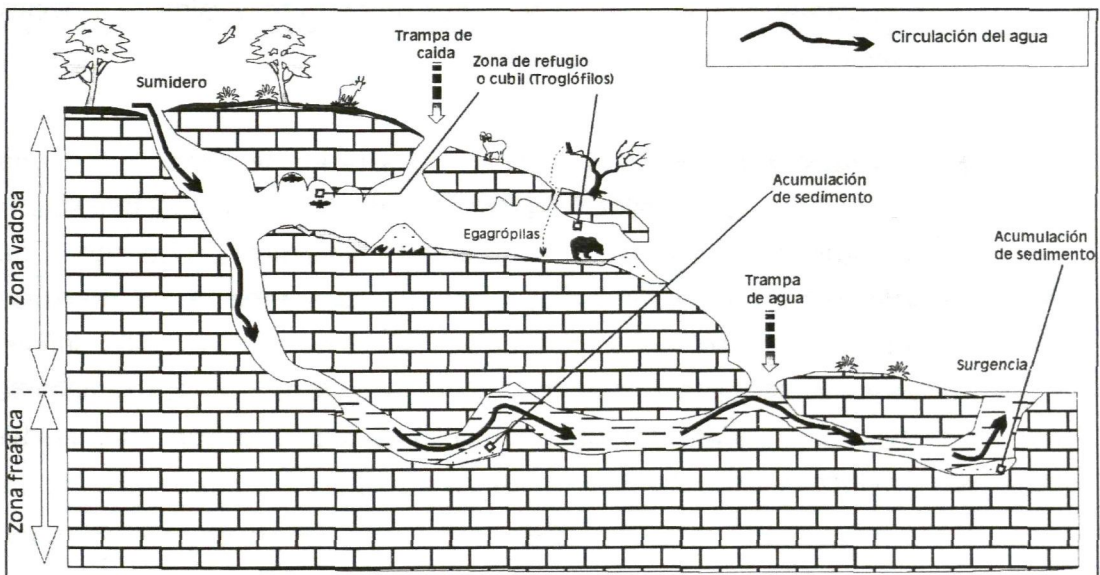


Figura 4. Esquema simplificado de un sistema kárstico, indicando las diferentes partes del mismo donde pueden acumularse restos de vertebrados y el origen de la acumulación. (Basado parcialmente en Simms, 1994).

III. **Alóctonos con acumulación biótica.** Esta categoría engloba a las especies cuyos restos han sido introducidos en el karst por otras especies. Ya se ha citado que los puercoespines pueden ser importantes acumuladores de restos óseos (Brain, 1980), pero los agentes más comunes suelen ser los carnívoros. Los cubiles de hienas son un frecuente ejemplo de esta categoría. También podrían incluirse aquí los restos de micromamíferos introducidos en la cueva en forma de egagrópilas que caen desde nidos o posaderos próximos a la abertura de la cueva.

IV. **Alóctonos con acumulación abiótica.** Esta categoría se diferencia de la anterior porque el agente acumulador no es biológico.

A. **Trampas.**

1. **Trampas de caída.** La apertura al exterior de cavidades de la zona vadosa del karst (región del karst donde el agua circula por gravedad) originan trampas de caída (*pit fall*) para la fauna que deambula por el exterior del karst, especialmente si la abertura está cubierta de nieve u oculta por la vegetación. En este caso la trampa puede ser selectiva si el diámetro de la abertura es tal que no permite la caída de especies mayores de un determinado tamaño.

2. **Pozas y Torcas.** Si la abertura al exterior se conecta con una galería de la zona freática del karst (región donde el agua circula por diferencias de presión hidráulica) esta abertura puede servir de atractor para la fauna que acudirá a ella para beber. Estas aberturas suelen tener paredes escarpadas, por lo que no es infrecuente que los animales caigan a ellas y no puedan salir. Este tipo de trampas se diferencia de las anteriores por una mayor proporción de animales acuáticos y semiacuáticos.

B. **Transporte hídrico.** Las aguas de escorrentía pueden arrastrar restos óseos hacia el interior del karst a través de sus aberturas al exterior. En este caso puede haber una doble selección por tamaño y densidad. Si la entrada está parcialmente obstruida por el propio material arrastrado por

las aguas, puede actuar a modo de criba. Por otro lado, se producirá la selección por densidad que caracteriza al transporte hídrico.

- C. **Colapso.** Los restos de fauna ya incorporados, por algún proceso, en un sedimento pueden ingresar dentro del karst, junto con el sedimento que los contiene, por colapso de la pared de las cavidades y apertura al exterior de las mismas.

Como es lógico, los animales troglobios y los troglófilos son los que más probabilidades tienen de ser encontrados en un yacimiento en cueva. Tampoco son infrecuentes los alóctonos con acumulación biótica, aunque su presencia depende de la de los anteriores. Brain (1980) señala que los agentes acumuladores de restos óseos en cuevas de Sudáfrica más importantes son los puercoespines, homínidos, hienas y otros carroñeros, y los leopardos.

2.2.Los yacimientos de Atapuerca.

2.2.1. Situación geográfica y geomorfología

La Sierra de Atapuerca se encuentra situada 15 Km al este de la ciudad de Burgos (ver Figura 5). Se trata de un anticlinal tumbado con convergencia NE y dirección ibérica NNW-SSE de calizas y dolomías del Cretácico superior (Pérez González *et al* 1995). La parte superior de la Sierra está arrasada en cotas de 1080 m, determinando una superficie de abrasión denominada por Zazo *et al.* S₀ (ver Figura 6). Durante el Neógeno, se desarrolló un karst en la Sierra el cual dio lugar a una serie de cavidades que se rellenaron durante el Cuaternario por reactivaciones parciales del karst y fases vadosas (Zazo *et al.* 1983).

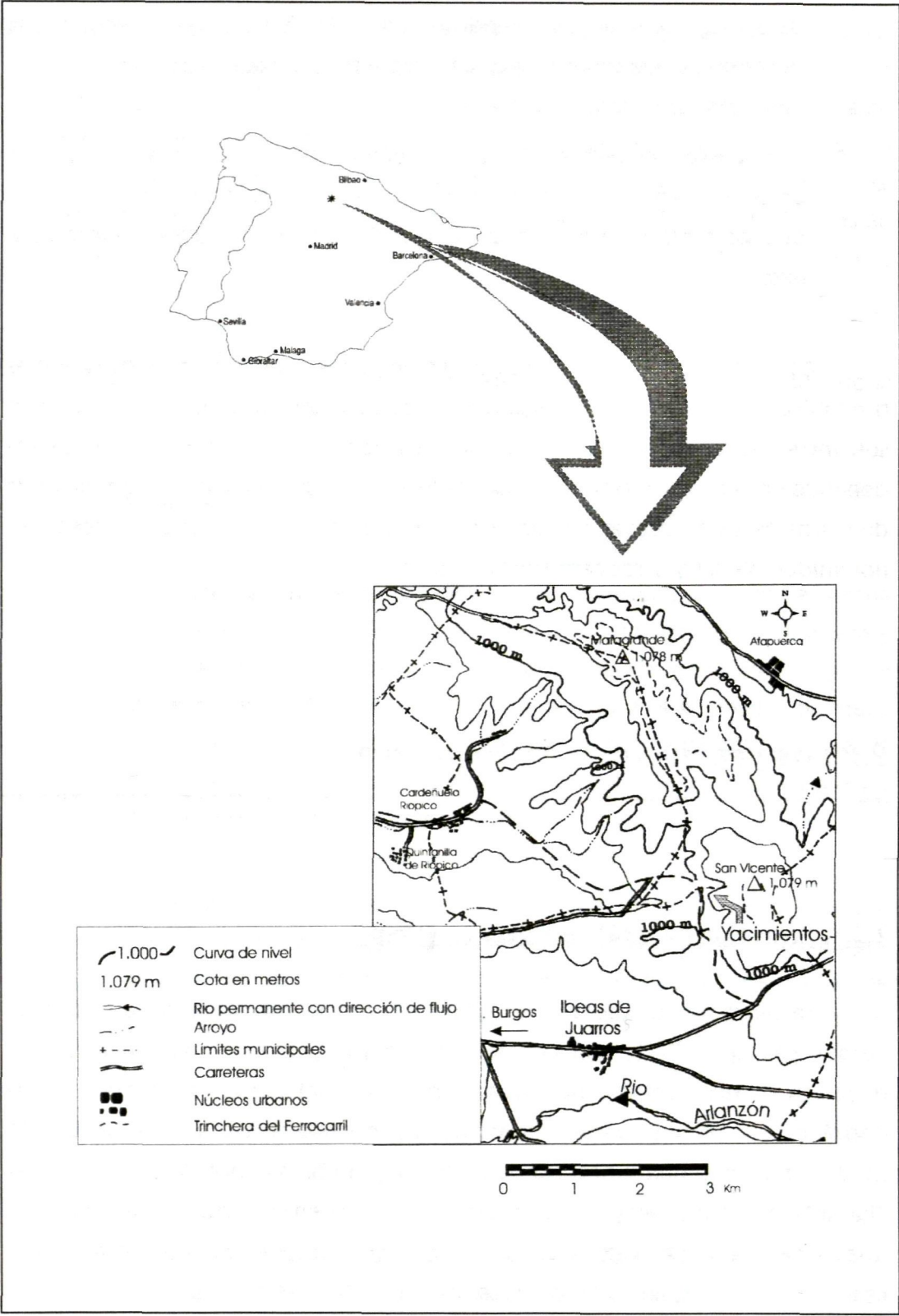


Figura 5. (Página siguiente). Situación de los Yacimientos de la Sierra de Atapuerca. Modificado

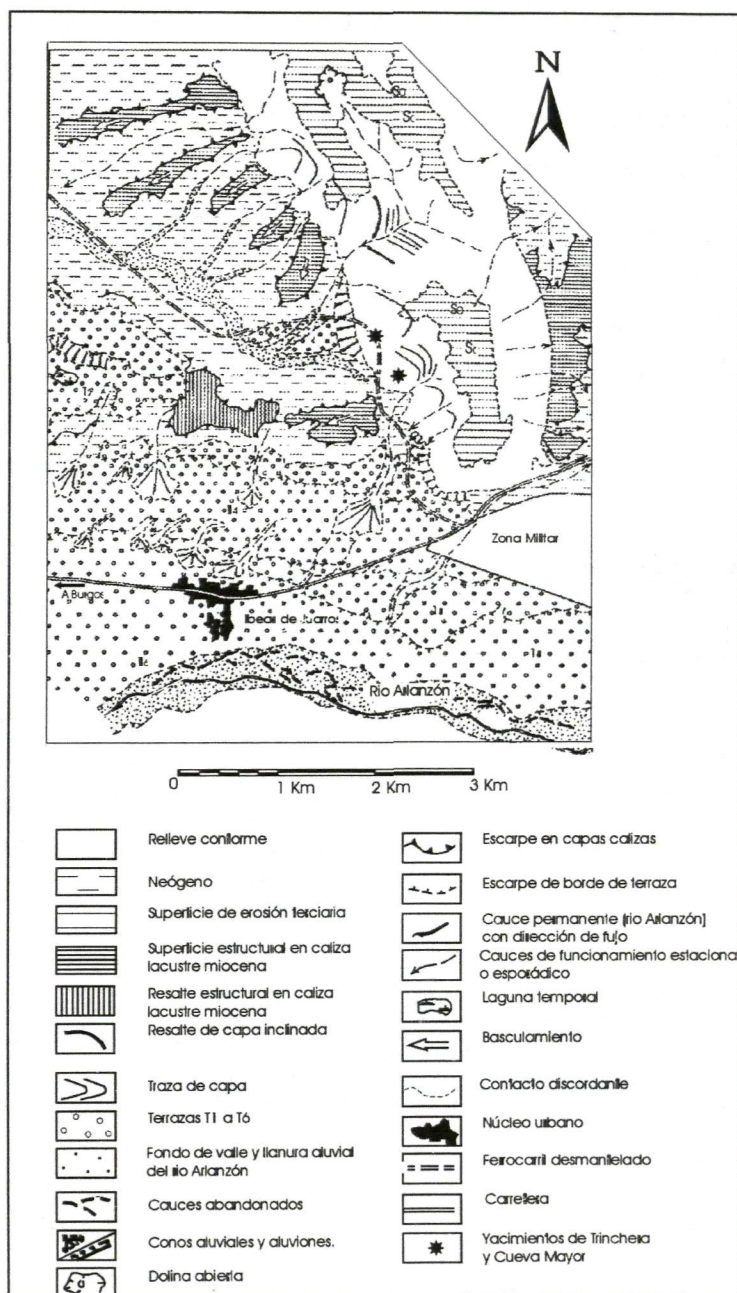


Figura 6. Esquema geomorfológico de los alrededores de la Sierra de Atapuerca. (Pérez-González et al. 1995).

2.2.2. La vegetación actual de la Sierra de Atapuerca.

Desde el punto de vista biogeográfico, la Sierra de Atapuerca está enclavada en la región mediterránea, si bien muy próxima a la frontera con la región eurosiberiana (Rivas-Martínez, 1987), como puede verse en la Figura 7. Esta situación se traduce, como veremos, en una vegetación florísticamente compleja, en la que se mezclan elementos de ambas regiones biogeográficas. La temperatura media anual es de 10,5 °C, la media de las máximas del mes mas frío 5,6 °C y la media de las mínimas -0,6 °C. El índice de termicidad es 155, lo que nos sitúa dentro del piso Supramediterráneo (datos de la estación meteorológica de Burgos según Rivas Martínez, 1987).



Figura 6. Pisos bioclimáticos de la península Ibérica (según Rivas-Martínez, 1987) y situación de la Sierra de Atapuerca .

La vegetación que se desarrolla hoy día en la propia Sierra de Atapuerca es un encinar-quejigar de *Quercus faginea* y *Q. rotundifolia* degradado por la acción humana (carboneo y pastoreo), con influencia atlántica. La presencia de esta formación está condicionada por un factor edáfico, ya que el sustrato calizo no retiene el agua, y determina que la vegetación esté sometida a un stress hídrico a pesar de que las precipitaciones son relativamente elevadas (564 mm en los meses de verano según Rivas Martínez, (1987)). La parte superior de la Sierra, que se correspondería con la superficie estructural S_0 (Figura 5) está cubierta por formaciones de tipo paramera, en la que abundan los pastizales (García Antón 1989). Estas comunidades son simples en estructura y poco diversas, pero florísticamente complejas, debido a que en esta zona confluyen la influencia de tres provincias biogeográficas: la Castellano-Ibérico-Leonesa; la Castellano-Maestrazgo-Manchega y la Aragonesa (García Antón, 1989).

En la Figura 8 se muestra la catena de vegetación potencial de las proximidades de Atapuerca, incluyendo la Sierra de la Demanda. Puede apreciarse claramente en ella el hecho de que la serie de vegetación en la Sierra de Atapuerca está "invertida"; es decir, el encinar se sitúa sobre el sustrato calizo de la Sierra, mientras que el melojar ocuparía las terrazas. Este condicionante edáfico debió sin duda influir sobre el paisaje durante todo el Pleistoceno, y debe ser tenido en mente cuando se intentan realizar reconstrucciones paisajísticas.

2.2.3. Breve sinópsis de la historia de las excavaciones.

Tenemos constancia de que las cavidades de la Sierra de Atapuerca han sido exploradas con intenciones científicas, aventureras o expoliadoras, al menos, desde el siglo pasado. La historia de estas incursiones ha sido relatada de manera prolija por otros autores (Aguirre, 1987; Carbonell et al 1986; Díez, 1993), por lo que aquí me limitaré a reseñar algunos hechos relevantes. El más importante es quizás, por lo decisivo para las excavaciones que hoy día están en curso, la construcción de una trinchera para un ferrocarril minero, acometida a caballo entre los siglos XIX y XX por la compañía británica "The Sierra Company Limited". Esta trinchera corta la Sierra en su sector SW en dirección NW-SE (Figura 5) exponiendo al exterior algunos de los rellenos que actualmente están en proceso

de excavación. El segundo gran hito se produjo en 1976, cuando T. Torres y su equipo descubrieron en la cavidad conocida como Sima de los Huesos 19 restos humanos de características preneandertales. Estos hallazgos atrajeron la atención sobre la Sierra y en 1980 la CAYCIT concedió al Profesor Emiliano Aguirre el primer proyecto de investigación, recibiendo así mismo ayudas de la Dirección General de Bellas Artes del Ministerio de Educación y, posteriormente, de la Consejería de Cultura de la Junta de Castilla y León para las campañas de excavación.

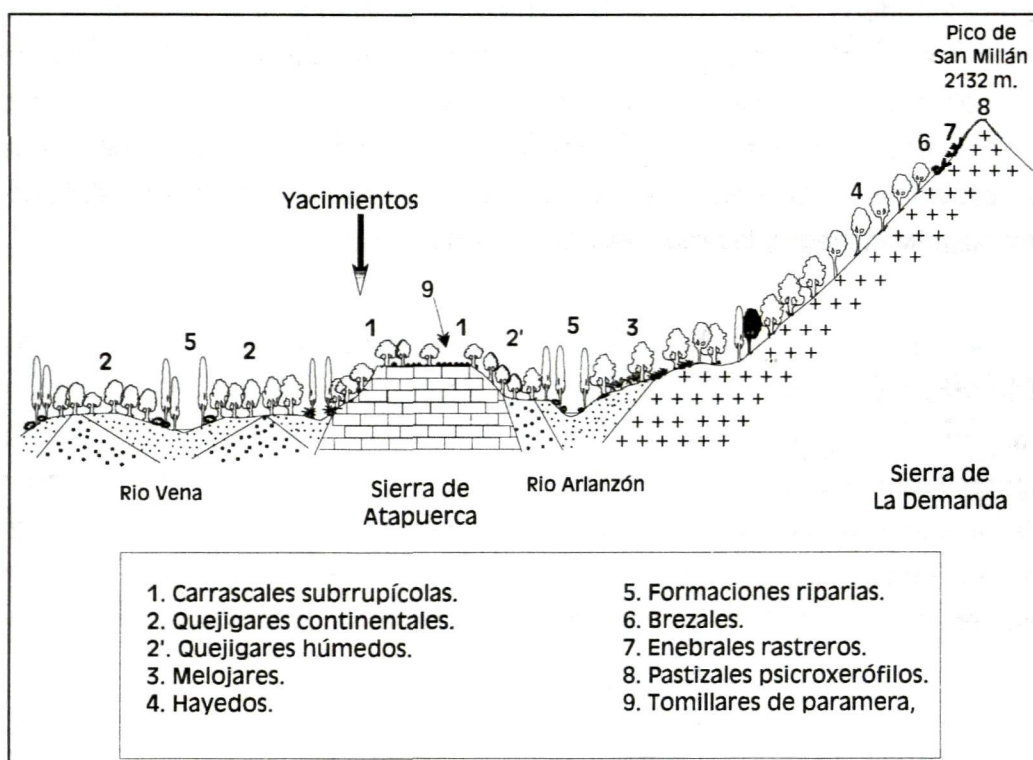


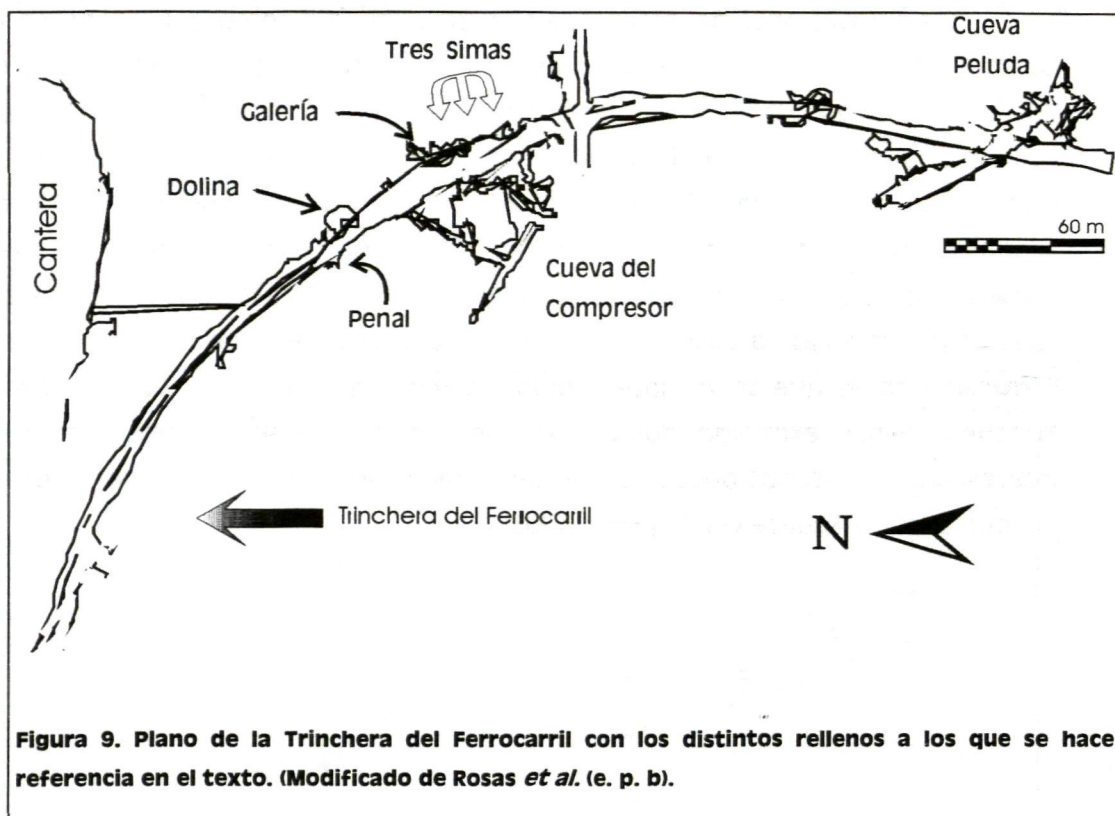
Figura 8. Catena de vegetación en el entorno de la Sierra de Atapuerca. (Según García Antón, 1989).

En los primeros años se procedió a la limpieza de los cortes de varios rellenos de la Trinchera del Ferrocarril, y en 1984 comenzó la excavación sistemática de la Sima de los Huesos, que ha continuado hasta la actualidad (ver por ejemplo Aguirre *et al.* 1986). Las excavaciones han proseguido desde entonces con alguna discontinuidad menor. Los trabajos realizados hasta la fecha en la Trinchera del Ferrocarril se resumen a continuación.

Las excavaciones del relleno Galería (TG y TN²) así como del relleno de la cavidad contigua, con la cual se comunica la primera, denominada Cueva (o Covacha) de los Zarpazos (TZ) se dieron por concluidas en 1996. Entre 1981 y 1989 se limpió la parte superior del relleno Gran Gran Dolina (TD) y se excavaron los niveles superiores en una extensión de unos 24 m², y en los años 1990 y 1991 se acometió un excavación de urgencia en los niveles inferiores del mismo. En 1993 comenzó un sondeo de unos 6 m² de extensión en la parte superior de TD, que en 1996 llegó hasta casi la base del nivel TD6. El último relleno de la Trinchera del ferrocarril en el que se ha intervenido de manera sistemática es el llamado Trinchera Penal, excavado durante los años 1990 y 1991. Aquellos lectores interesados en descripciones más pormenorizadas de estas excavaciones pueden encontrarlas en Aguirre (1987) y Díez (1993).

² Antes de continuar, creo necesario hacer un inciso con el fin de clarificar la nomenclatura empleada al hablar de los diferentes rellenos. Esta cuestión es de particular importancia, debido al sistema de siglado de las piezas que se ha utilizado en las excavaciones de la Sierra de Atapuerca. Dicho sistema consiste en consignar en cada pieza la sigla ATA seguida de las dos últimas cifras del año en que fue excavada (ATA88, ATA89...), a continuación las siglas que identifican al relleno (TG, TN...), el nivel estratigráfico, la cuadrícula en la que se encontró (G16, H17...) y un número (comenzando desde el 1 para cada nivel y cuadrícula). De esta forma, la sigla que identifica al relleno depende del nombre que se utilice para designarlo, el cual no ha sido siempre el mismo. Para mayor complicación, al conjunto de TG, TN y TZ se le denominó en un principio Tres Simas, por lo cual es posible encontrar también la sigla TS.

Nombre del relleno	Sinonimias	Siglas empleadas
Gran Dolina	Gran Dolina	TD
Zarpazos	Covacha de los Zarpazos	TZ
Galería	Trinchera Galería	TG
Trinchera Norte	Boca Norte	TN
Penal	Trinchera Penal	TP
Sima de los Huesos		SH



La razón fundamental por la que he incluido aquí este apartado es que, como no podía ser de otra forma, el curso de las excavaciones ha determinado no solamente el material sino también los niveles susceptibles de ser incluidos en este estudio (ver apartado de Material y Métodos).

2.2.4.El Yacimiento de Galería y Trinchera Norte.

Durante las primeras excavaciones se llamó Tres Simas a un conjunto formado por tres cavidades consecutivas situadas en la Trinchera del Ferrocarril (ver figuras 9) y 10). Dos de estas tres cavidades contienen sedimentos estériles, pero la tercera, la situada más al norte (llamada Boca Norte o TN) y con contenido arqueopaleontológico, resultó continuarse con otras dos cavidades que se denominaron Galería (TG) y Covacha de los Zarpazos (TZ). Con el tiempo se olvidó el origen del nombre "Tres Simas" y se aplicó, erróneamente, al conjunto formado por Galería (TG), Boca Norte (TN) y Covacha de los Zarpazos (TZ) (Gil *et al.*, 1987). Aquí hablaremos conjuntamente de TN y TG, y a veces agruparemos a

ambas bajo el nombre "Galería", ya que en realidad TN es un conducto vertical, situado al sur de TG, que se comunica directamente con esta última sin solución de continuidad . TZ es una cavidad situada al Norte de TG, y también se comunica con ésta, pero tiene una dinámica sedimentaria parcialmente independiente, y no será incluida en este estudio (Ver Figura10).

2.2.4.1. Estratigrafía y Cronología.

En este estudio seguiremos la estratigrafía propuesta por Pérez González *et al.* (1995), sin embargo es obligado mencionar la existencia de otro trabajo anterior (Gil *et al.*, 1987) en el que se proponía una estratigrafía diferente. La razón de esta necesidad está en el sistema de siglado ya mencionado, el cual incluye en la sigla de la pieza el nivel estratigráfico al que pertenece, siguiendo la estratigrafía de Gil *et al.* (1987). En la Tabla I pueden verse las correspondencias entre estas dos estratigrafías.

Pérez González *et al.* (1995) distinguen 5 fases clásticas de relleno (GI a GV) y una formación edáfica (GVI), restringida esta última al área de TN (ver Figura 11).

Tabla I. Correlación entre las estratigrafías de Gil *et al.* (1987), Pérez-González *et al.* (1995) y Rosas *et al.* (e. p. a)

Gil et al. 1987.		Pérez González et al. 1995	Rosas et al e. p.
Galería	Trinchera Norte		
TG1-TG5	TN1	GI	GI
TG6			
TG7-TG9	TN2-TN4	GII	GIIa
TG10D-TG10B	TN5-TN6		GIIb
TG10A	TN7	GIII	GIIIa
TG11	TN8		GIIIb
TG12	Base de TN9	GIV	GIV
-	TN9	GV	GV

- GI. Está formada por facies rítmicamente laminadas de arena limo-arcillosa, limo, arcilla o arcilla limosa. Es destacable la presencia en esta unidad de dos espeleotemas cristalinos. El techo de GI está delimitado por un horizonte continuo, muy oscuro, de excrementos de quirópteros ("murcielaguina"). Se trata de facies de interior de cavidad, con poca o nula influencia externa, es decir representa un periodo en el que la cavidad estaba cerrada.
- GII. Esta fase está formada por depósitos clásticos de gravedad, de gravas finas a gruesas, con muy escasa matriz arcillo-limosa, con entrada principalmente por el sur y, en menor medida, por el norte. Hacia la base, continúan los espeleotemas y niveles de guano, presentes en la unidad anterior. Rosas et al. (e. p. a) distinguen una subunidad inferior (GIIa), formada por estos niveles de guano, y otra superior (GIIb), formada por los depósitos de clastos soportados en fangos (Tabla I). Esta etapa corresponde a la apertura de la cavidad al exterior, manifestada en la presencia de bloques procedentes de caídas de las paredes y techo de la cueva y en la entrada de detritos externos.

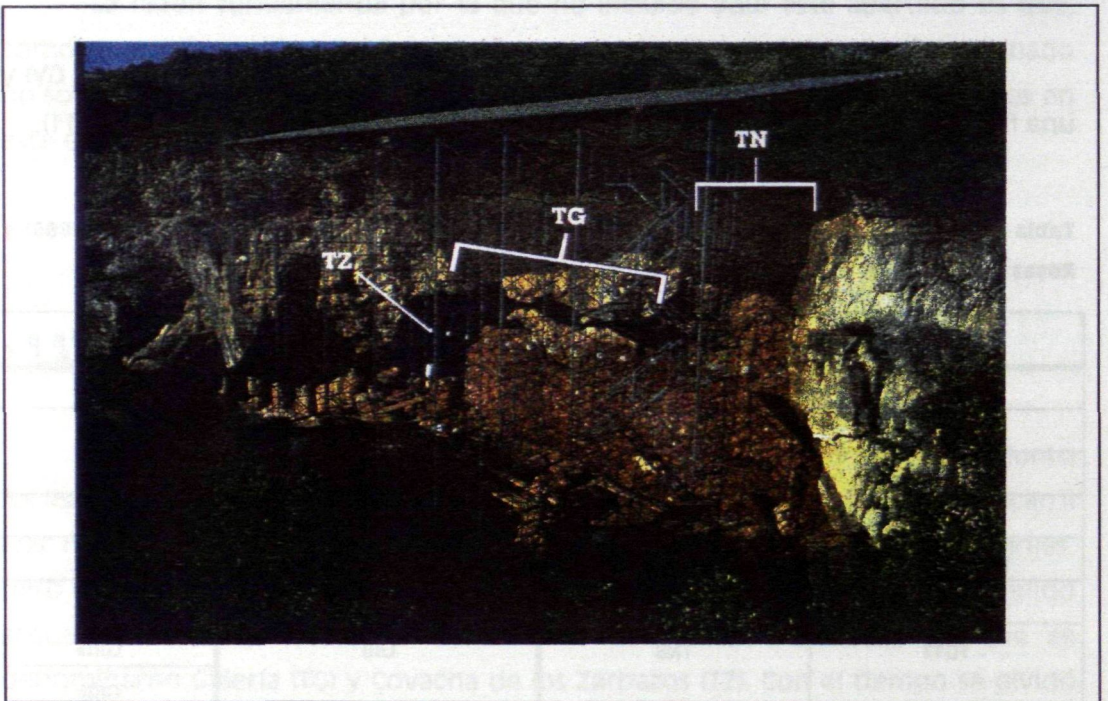


Figura 9. Vista de Galería y TZ.

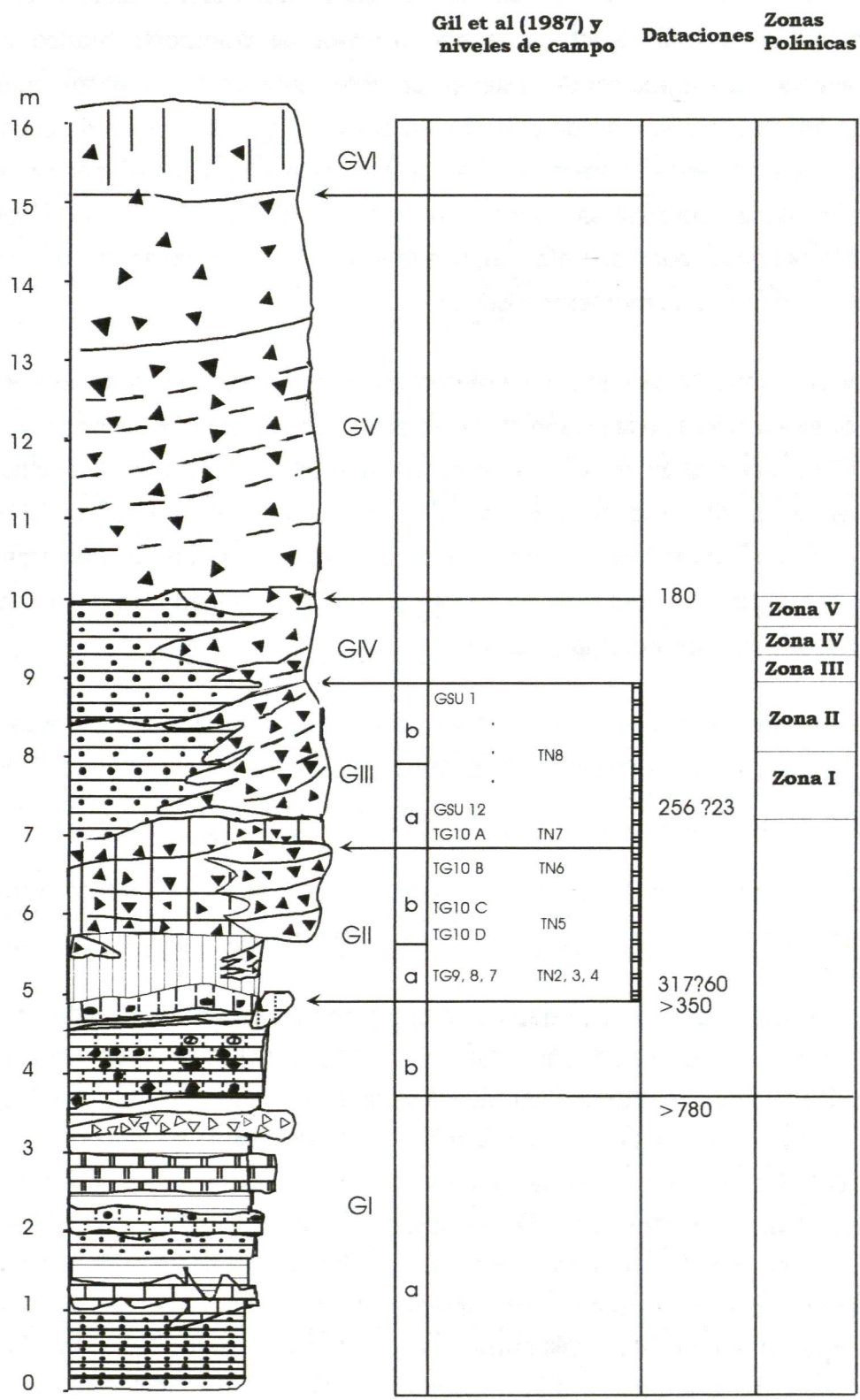


Figura 11. Estratigrafía de Galería segun Pérez Gozález *et al.* (1995) y Rosas *et al.* (e. p. b)

- GIII. Esta fase de relleno se dispone en suave discordancia angular con la unidad GII, y está caracterizada por procesos de transporte hídrico y de gravedad. La entrada continúa siendo predominantemente por el sur, aunque con aportes también desde el norte. En el lado sur se distinguen 6 depósitos de gravedad fuertemente inclinados hacia el norte, en los que existen cambios en la matriz limo-arcillosa-arenosa. Sin embargo, las áreas centrales de Galería están ocupadas por facies hídricas, que se interdigitan con las anteriores, y que corresponden a un momento distinto.
- GIV. La unidad GIV se dispone en discordancia erosiva con la unidad anterior, a la que se asemeja en la presencia de facies de transporte hídrico y de gravedad que se interdigitan en la zona central. En total se distinguen 3 etapas de alternancia de flujos de gravedad y de accionamiento hídrico. En la zona central, en la parte inferior de GIV, existe un surco relleno por un limo arenoso en el que flotan nódulos de arcilla cementada. Esta unidad está delimitada a techo por un espeleotema cristalino.
- GV. Esta fase está formada por 6 ó 7 coladas clásticas de gravas separadas por horizontes limo arenosos o areno limo-arcillosos, cementados hacia la zona basal. Esta etapa corresponde a la colmatación del conducto vertical de TN.
- GVI. Se trata de un paleosuelo correlacionable con los suelos de las terrazas medias-bajas del valle del Tajo de edad Pleistoceno Medio-Superior.

La costra estalagmítica que delimita a techo la unidad GIII ha sido datada por ESR en 211.000 ± 32.000 años (Falguères, 1986) y 177.300 ± 23.000 años y en $118.000 + 71.000/-49.000$ años mediante la serie del uranio (Grün y Aguirre, 1987). Uno de los espeleotemas situados a techo de la Unidad GI ha sido datado en > 350.000 años por las series del U y en 317.000 ± 60.000 años por ESR (Grün y Aguirre, 1987). Por otra parte, se ha detectado una inversión paleomagnética dentro de la unidad GI, interpretada como el límite Matuyama/Brunhes (ver figura 7). Estas dataciones sitúan cronológicamente los niveles de Galería con contenido arqueopaleontológico (GII y GIII) entre, aproximadamente, unos 350.000 y 200.000 años antes del presente. A mayor abundamiento, se ha datado también una costra estalagmítica situada en TN, dentro de la unidad GIII, en 256.000 ± 23.000

años.

2.2.4.2. Palinología.

A pesar de que se han realizado muestreos a lo largo de toda la secuencia de Galería, solamente en las unidades GIII y GIV se encontró una riqueza de polen suficiente como para extraer conclusiones (García Antón y Sainz Ollero, 1991). García Antón, (1995) divide estas dos unidades en 5 zonas polínicas, que enumeraremos a continuación de muro a techo:

- **Zona I.** Esta zona se corresponde con el tramo medio de la unidad GIII, y se caracteriza por la presencia tanto de *Quercus perennifolios* (encinas/quejigos) como caducifolios (robles). Destaca además la presencia de diferentes taxones de carácter eurosiberiano, como avellanos (*Corylus*), abetos (*Picea*), hayas (*Fagus*) etc, así como la abundancia de brezos (*Erica*) que pudieron formar un denso sotobosque o bien desarrollar brezales. García Antón (1995) interpreta que el clima en esta época sería templado y húmedo.
- **Zona II.** Esta segunda zona se corresponde con la parte superior de GIII. En general, se detecta una pérdida de diversidad, descendiendo la importancia de las ericáceas y de los robles, aunque estos últimos continúan dominando. El porcentaje de polen arbóreo está en torno al 50%, por lo que los bosques continuarían siendo las formaciones dominantes, si bien con menor diversidad, indicando quizás una menor precipitación o temperaturas más bajas.
- **Zona III.** La zona III se corresponde con la base de GIV y en ella se detecta un cambio hacia condiciones más mediterráneas, apareciendo especies tan representativas como el acebuche (*Olea*) o el género *Pistacia* (lentisco/cornicabra). Se mantienen los taxones de carácter eurosiberiano, como hayas o avellanos, aunque disminuyendo su importancia, y desaparecen los abetos. El polen arbóreo sigue alcanzando porcentajes altos pero dominado por ambos tipos de *Quercus*. En términos de clima, podría interpretarse una disminución de las precipitaciones, o bien un aumento de la estacionalidad.
- **Zona IV.** Esta zona, tramo medio de GIV, representa un cambio radical en la

secuencia, pues el porcentaje de polen arbóreo es muy escaso, dominando las Asteráceas y Poáceas. La particularidad de esta zona podría deberse a un drástico empeoramiento climático, con una vegetación de tipo estepario, o bien a una destrucción selectiva del polen menos resistente por causas diagenéticas.

- **Zona V.** La zona que corresponde a la parte superior de GIV es la de caracter mas mediterráneo de toda la secuencia. El polen arbóreo alcanza de nuevo porcentajes importantes, dominado una vez mas por robles y encinas/quejigos, pero la presencia de taxones de caracter mediterráneo es más abundante que nunca: acebuche, aligustre (*Ligustrum*), *Pistacia*, *Phyllirea*, etc.

2.2.4.3, Paleontología y Bioestratigrafía.

Sólamente las unidades estratigráficas GII y GIII tienen contenido paleontológico. Las listas faunísticas de estos niveles pueden verse en la Tabla II.

La asociación de micromamíferos de Galería es interpretada por Cuenca *et al.* (e. p.) como típica de los yacimientos de España y Sur de Francia del Pleistoceno Medio, situándola estos autores entre el Mindel-Riss y la base del Riss. Esto correspondería, según de Lumley (1976), a una edad absoluta en torno a los 250.000 años antes del presente . Estos mismos autores correlacionan los niveles de Galería con las últimas fases (frías) del Bihariense centroeuropeo resaltando, sin embargo, que la asociación indica un ambiente más bien cálido y húmedo.

Las especies de artiodáctilos presentes no proporcionan información bioestratigráfica de utilidad. Sin embargo, van der Made (e. p.) destaca la gran homogeneidad las especies de este orden a lo largo de la secuencia de Galería, lo cual podría indicar, según este autor, que TG10 y 11 se formaron durante un periodo de tiempo corto o de condiciones ecológicas muy homogéneas. Respecto a los carnívoros, Cervera *et al.* (e. p.) consideran la asociación de estos niveles típica de los yacimientos europeos del Pleistoceno Medio, resaltando únicamente la escasez o práctica ausencia de hienas. Desde el punto de vista paleoecológico, estos últimos autores infieren un ecosistema predominantemente

boscoso, de tipo más o menos abierto.

Tabla II. Lista faunística, por niveles, del yacimiento Galería (Según Cuenca *et al.* (e. p.); Cervera *et al.* (e. p.) y Van der Made (e. p. a).

	TG				TN		
	GII		GIII		GI	GII	GIII
	a	b	a	b			
Soricidae indet.							
Crocidura indet.							
Talpidae indet.							
Erinaceus indet							
Homo cf. heidelbergensis							
Cuon alpinus europaeus							
Canis lupus							
Canidae indet.							
Vulpes vulpes							
Panthera leo							
Lynx pardina spelaeus							
Felis silvestris							
Mustela sp.							
Crocuta sp.							
Ursus spelaeus							
Equus caballus							
Stephanorhinus cf. hemitoechus							
Cervus elaphus							
Dama dama clactoniana							
Megaloceros cf. giganteus							
Caprini indet.							
Bovinae indet.							
Marmota sp.					?		
Hystrix vinogradovi							
Arvicola sapidus							
Microtus jansoni							
Terricola atapuerquensis							
Iberomys breccensis							
Pliomys lenki							
Allocricetus bursae							
Apodemus sp.							
Eliomys quercinus							
Lagomorpha indet							

2.2.4.4. Estudios Tafonómicos y Zooarqueológicos.

Como ya se ha dicho, conocer la forma en que se ha originado un yacimiento es fundamental antes de realizar estudios paleoecológicos. Si los restos han sido acumulados por algún agente biológico éste puede haber ejercido algún tipo de selección sobre las especies representadas. Este sesgo no impide necesariamente el poder llegar a conclusiones paleoecológicas, pero es necesario tenerlo presente a la hora de la interpretación.

Fernández Jalvo (1992), identifica la intervención de carnívoros, probablemente zorros, en la zona de TN de la Unidad GII, y la de una rapaz diurna en este mismo nivel pero en la región de TG. En la Unidad GIII esta autora identifica a dos rapaces nocturnas como agentes acumuladores de los micromamíferos: el búho chico (*Asio otus*) en la parte inferior y búho real (*Bubo bubo*) en la parte superior.

El búho chico puede encontrarse tanto en bosques como en espacios más abiertos, pero siempre tiene tendencia a cazar en zonas abiertas. Esto significa que las especies de estos ambientes estarán más representadas que, por ejemplo, las típicas de bosque. En realidad, el búho chico depreda fundamentalmente sobre topillos (microtinae), aunque también puede cazar múridos o insectívoros, pero siempre en menor proporción respecto a su abundancia en el medio (Andrews, 1990).

El buho real, por su parte, prefiere también los bosques, pero igualmente puede encontrarse en espacios adehesados. Aunque esta rapaz caza también preferentemente en espacios abiertos, puede hacerlo así mismo en zonas forestales. Es una especie más generalista que el buho chico, ya que además de topillos y ratas de agua caza también múridos e insectívoros en mayor proporción que el anterior. Dado que es la rapaz nocturna más grande de nuestra región es también la que puede cazar las presas mayores, desde pequeños carnívoros como turones (*Mustela putorius*) y zorros (*Vulpes vulpes*), hasta incluso corzos juveniles (*Capreolus capreolus*) (Andrews, 1990; Mikkola, 1983).

Respecto a la macrofauna, debemos remitirnos a los trabajos arqueozoológicos llevados a cabo por diferentes autores.

Díez *et al.* (e. p.) y Huguet *et al.* (e. p.) interpretan que Galería funcionó como una trampa natural, en la que los animales caerían a través del conducto vertical de TN, cuya boca tendría unos 4-5 m de diámetro. Los herbívoros caídos en esta trampa quedarían malheridos y serían rematados por predadores o bien morirían a causa del impacto y sus cadáveres serían posteriormente consumidos. Existe, sin embargo, alguna diferencia entre las unidades GII y GIII. En GIII son los cánidos los primeros en acceder a este recurso trófico y parece probable que algunos de los herbívoros fueran cazados por estos carnívoros en el exterior, y aportados posteriormente a la cavidad (Díez *et al.*, e. p.). No obstante, existen evidencias de la intervención de grupos humanos en Galería durante este periodo, ya que se han identificado marcas de corte con útiles líticos y fracturaciones antrópicas en algunos huesos. Sin embargo, la intervención de estos homínidos debió ser, en la mayoría de los casos, posterior a la intervención de los cánidos; es decir, la actividad de los homínidos en Galería durante este periodo es básicamente el carroñeo sobre los restos dejados por los cánidos (Díez, 1993, Díez *et al.* e. p.). Sin embargo, en GII la situación está menos polarizada, siendo aleatoriamente los cánidos o los homínidos los que acceden primariamente a los animales caídos (Huguet *et al.* e. p.). Otra diferencia respecto a la unidad GIII, según estos autores, es el hecho de que los homínidos no carroñean sobre los restos dejados por los carnívoros, sino que siempre intervienen de forma primaria. Hay que señalar también que existe una ligera diferencia entre la parte superior de GII y la parte inferior, ya que en la primera los autores arriba mencionados sólo detectan la intervención de cánidos, mientras que en la segunda detectan también la intervención marginal de un predador de mayor talla, que interpretan como, probablemente, un hiénido.

2.2.5. El Yacimiento de Gran Dolina.

2.2.5.1. Estratigrafía y Cronología.

El relleno Gran Dolina alcanza unos 19 m de potencia (figura 12). En su parte inferior está dividido en dos sectores, que no guardan entre sí una estricta correlación estratigráfica, por un gran bloque calcáreo (Sector SE y Sector NW). A partir de ahora nos referiremos únicamente a la columna del sector NW, pues es el único en el que se han excavado los niveles inferiores, y por tanto el único que será incluido en el presente estudio. Gil *et al.* (1987) dividen este relleno en 11 niveles estratigráficos, que enumeramos de muro a techo (ver figura 13):

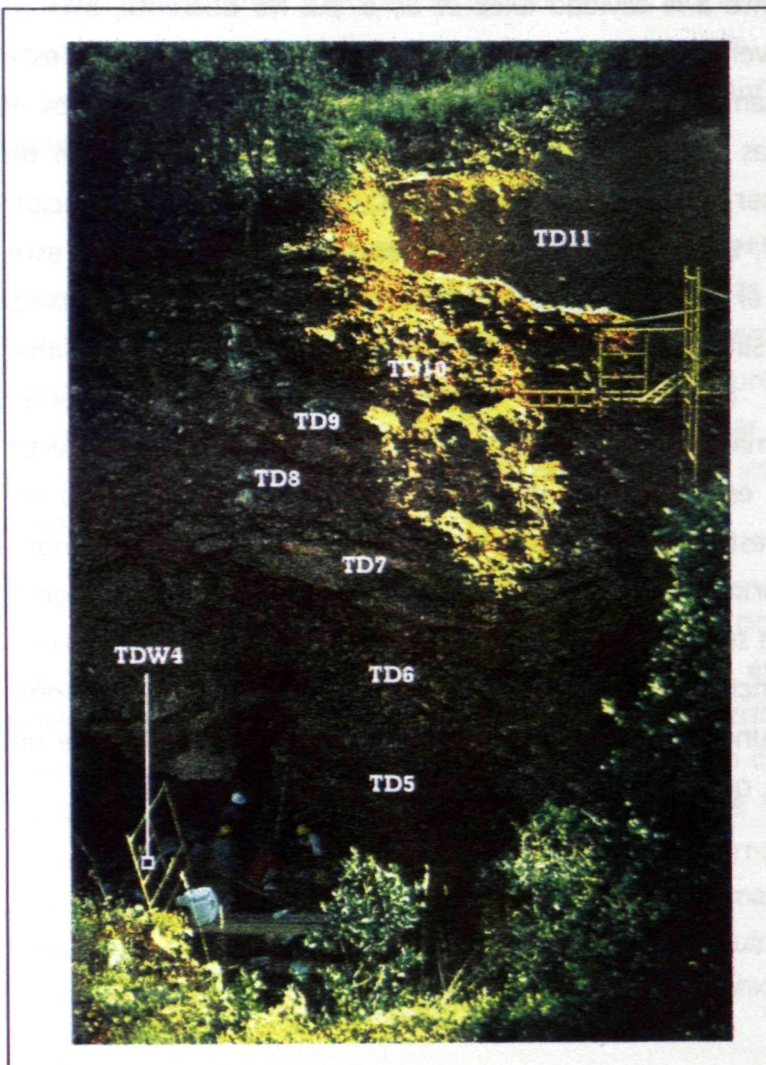


Figura 11. Vista del Yacimiento Gran Dolina.

- TD1. Lutitas pardo rojizas con cantos calizos.
- TD2. Está formado por una matriz lutítico-arenosa, con nódulos de arcilla carbonatada que contiene bloques calizos de hasta 20 cm y está limitado a techo por grandes bloques estalagmíticos. Al final de este nivel se detectan las primeras evidencias de apertura al exterior de la cavidad (Fernández-Jalvo, 1992).
- TD3. Arcillas marrones muy compactas. Este nivel alóctono es el primero con contenido fosilífero.
- TD4. Es un conjunto brechoide pobremente estratificado, en el que se alternan niveles lutíticos y brechas de cantos calcáreos. Durante la excavación de este nivel se distinguieron dos niveles: TDW4 y TDW4B. Así mismo, se diferenció un tercer nivel, llamado TDW4B/3, infrayacente al TDW4B, que resultó ser en realidad el mismo nivel TDW4 (Rosell, 1993)
- TD5. En este nivel se alternan microconglomerados de gravas calcáreas angulosas y niveles de matriz lutítica con algún canto calcáreo disperso.
- TD6. Este nivel está formado por varios episodios de colada de barro, de matriz lutítica o lutítico-arenosa con cantos calizos.
- TD7. El nivel TD7 está formado por paquetes conglomeráticos muy cementados de gravas gruesas y cantos calcáreos muy redondeados. Estos paquetes presentan estratificación cruzada, indicando un régimen hídrico. En este nivel se ha detectado una inversión paleomagnética, que ha sido interpretada como el límite Matuyama-Brunhes, (Parés & Pérez-González, 1995) datado en 780.000 años antes del presente (Valet & Maynadier, 1993).
- TD8. Brecha de matriz lutítica carbonatada, con cantos calcáreos de hasta 20 cm. Se distinguen varias costras estalagmíticas, una de las cuales sella el nivel a techo.

- TD9. Nivel formado por una matriz lutítica con cantos calcáreos redondeados. Fernández Jalvo (1992) interpreta que en TD8 se iniciaría un cierre de la cueva al exterior, y que ésta permanecería cerrada durante la sedimentación de TD9.
- TD10. Brecha arcillosa carbonatada de cantos calizos y grandes bloques. En el periodo de sedimentación de TD10 debió comenzar el colapso del techo de la cueva, que quedaría abierta directamente al exterior de forma completa en TD11.
- TD11. El último nivel de Gran Dolina está formado por sucesivas capas microconglomeráticas de gravas calcáreas y bloques calizos dispersos muy carbonatados.

2.2.5.2. Palinología.

El registro polínico del relleno Gran Dolina es, en general, pobre y las muestras que contienen una concentración de polen suficiente para su análisis se encuentran distanciadas a lo largo de la columna, de manera que no disponemos de una secuencia de cambio continua a lo largo de la misma, sino de muestras aisladas. Estos datos, procedentes de García Antón (1996), se describen brevemente a continuación y pueden verse en la Figura 14.

- TD2. Tan sólo disponemos de datos de una muestra de este nivel, que además es muy pobre, pero García Antón (1996) interpreta condiciones frías y no muy secas en función de la presencia de pinos, Cupresáceas, *Artemisia* y *Quercus* caducifolios.
- TD4. De nuevo, se dispone únicamente de una muestra, procedente de la parte superior del nivel. El porcentaje de polen arbóreo es elevado, dominado por ambos tipos de *Quercus* y pinos, junto con especies de carácter atlántico como hayas (*Fagus*), abedules (*Betula*) y nogales (*Juglans*), pero también aparecen taxones mediterráneos como el acebuche (*Olea*).

TD5. En las dos muestras procedentes de este nivel el porcentaje de polen arbóreo desciende respecto a TD4, predominando de nuevo robles y, sobre todo, por encinas/quejigos y desapareciendo los taxones atlánticos. García Antón (1996) interpreta unas condiciones de mayor xericidad que en el nivel anterior.

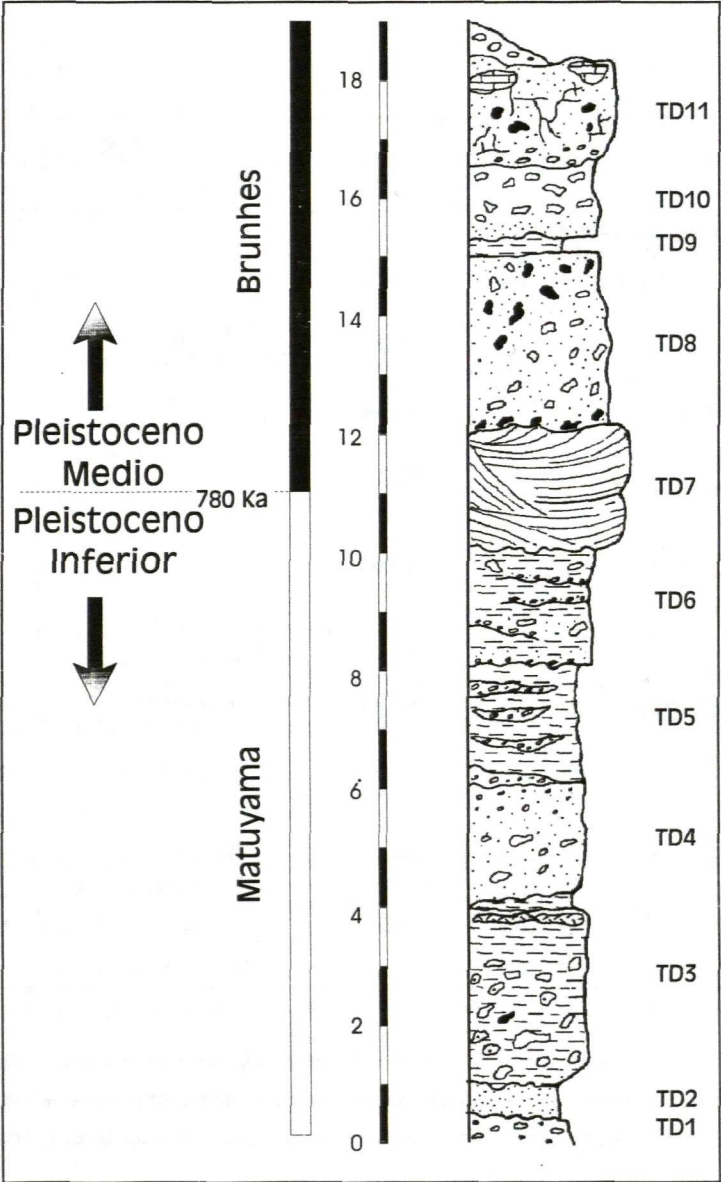


Figura 13. Estratigrafía de Gran Dolina. Según Gil et al. 1987.

- TD6. El nivel TD6 es el único para el cual existe una secuencia continua de muestras de polen, por lo que podemos hablar de una secuencia de cambio a lo largo del mismo. Esta secuencia se caracteriza por el aumento del polen de ambos tipos de *Quercus* y la disminución de las cupresáceas hacia el techo del nivel. Este hecho, junto con la presencia, especialmente al final de la secuencia, de taxones mediterráneos como acebuches (*Olea*), lentisco (*Pistacia*) y la ausencia de especies atlánticas como hayas o castaños, permiten interpretar que a lo largo de la secuencia se pasa de unas condiciones frías y secas a otras más cálidas y algo más húmedas.

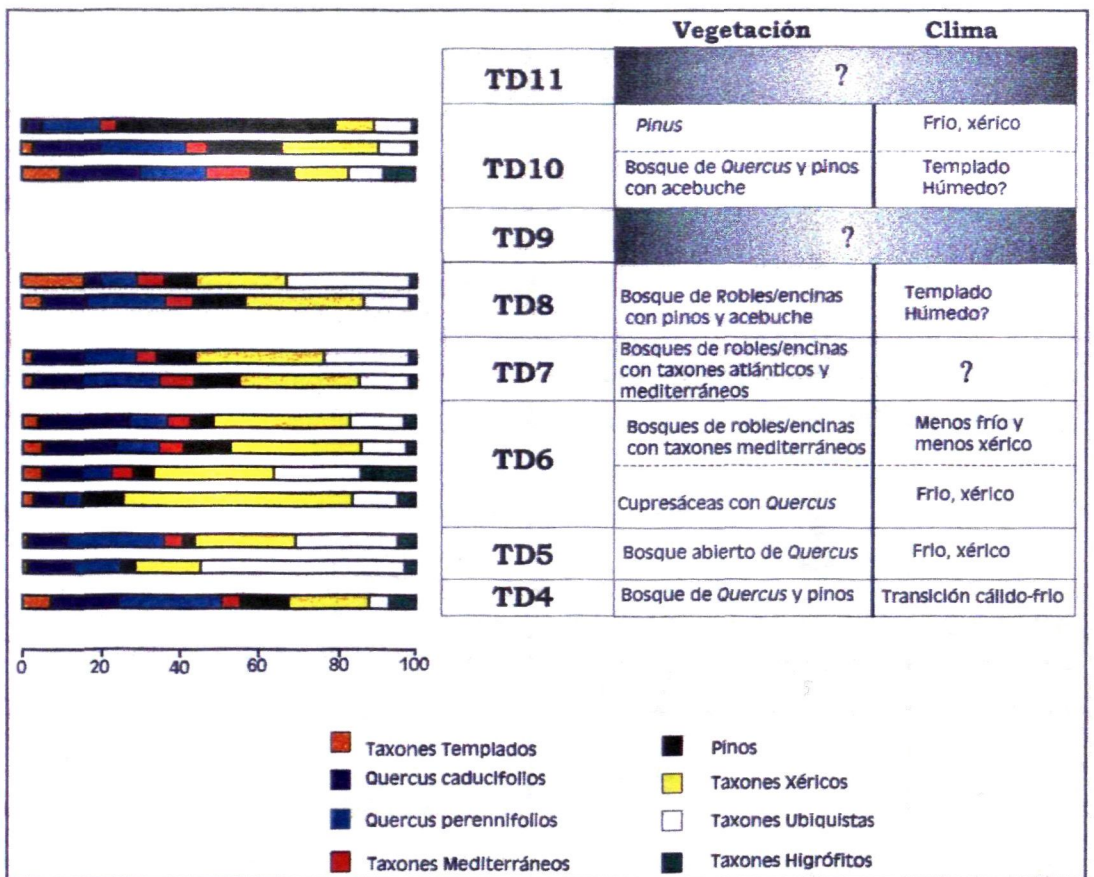


Figura 12. Vegetación y clima inferidos para los diferentes niveles de Gran Dolina, a partir de estudios polínicos. A la izquierda se muestran las frecuencias relativas del polen de los taxones presentes agrupados en función de sus exigencias ecológicas. (García Antón, 1995).

- TD7. Las dos muestras procedentes de este nivel presentan proporciones moderadamente altas de polen arbóreo, dominado, como siempre por los *Quercus*. La interpretación de este nivel no es sencilla, porque en él se mezclan elementos mediterráneos (*Olea*, *Vitis*) con otros eurosiberianos como *Fagus*.
- TD8. Destacan en este nivel la presencia de taxones de carácter templado-húmedo, como *Castanea*, *Fagus*, *Betula*, y la abundancia de ericáceas. García Antón (1996) interpreta para el periodo representado en este nivel un clima de carácter templado y húmedo.
- TD10. Las tres muestras procedentes de la parte baja de este nivel se caracterizan por un gran porcentaje de polen arbóreo, que aumenta hacia techo y se acompaña de la disminución de los taxones mediterráneos y el aumento de los pinos, pero no de los taxones de tipo templado húmedo como *Fagus* y *Castanea*. Puede interpretarse, por tanto, como un paso a condiciones más frías, pero no mas húmedas.

2.2.5.3. Paleontología y Bioestratigrafía.

En la Tabla III puede verse la distribución de especies por niveles en Gran Dolina. En dicha tabla puede verse la existencia de un cambio en la fauna de los niveles superiores (TD10 y TD11) respecto a los inferiores. Los micromamíferos de los niveles inferiores (TD3-8) se consideran típicos del final del Bihariense, zona *Mimomys savini* (Carbonell et al., 1995). Esta división coincide con el hiato sedimentario de TD9, de forma que los niveles inferiores TD3-TD8 corresponderían al final del Pleistoceno Inferior y comienzos del Pleistoceno Medio, mientras que la parte superior (niveles 10 y 11) correspondería al final del Pleistoceno Medio.

En el nivel TD6 se detectan diferencias en cuanto a frecuencias polínicas y composición de microfauna entre la parte superior y la inferior (García Antón, 1995 y Laplana, com. per). Estas diferencias podrían responder a causas ecológicas. Por otra parte, en la zona superior de TD6 se identificó durante el sondeo un paquete de unos 30 cm. de potencia, que contenía abundante fauna e industria lítica, así como numerosos restos humanos pertenecientes a varios

individuos de la especie *Homo antecessor* (Carbonell *et al.* 1995, Bermúdez de Castro *et al.* 1997). Este paquete se bautizó con el nombre de Estrato Aurora. Por todo se ha dividido el nivel TD6 en dos zonas (sup e inf). La parte superior (el Estrato Aurora) corresponde a las tallas³ 38 a 42 y la inferior a las siguientes del sondeo estratigráfico comenzado en 1993.

Tabla III. Lista faunística por niveles de Gran Dolina. (Cuenca *et al.* (1995), Van der Made, (en. prep. y com. pers.) y Laplana (com. per.s)).

	TDW4	TDW4 B	TD5	TD6 (inf)	TD6 (sup)	TD7	TD8	TD9	TD10	TD11
<i>Equus caballus</i>										
<i>Equus</i> sp tipo stenoniano										
<i>Stephanorhinus</i> cf. <i>hemitoechus</i>										
<i>Stephanorhinus</i> <i>etruscus</i>										
<i>Sus scrofa</i>										
<i>Dama dama</i> <i>vallonensis</i>										
<i>Dama dama</i> cf. <i>clactoniana</i>										
<i>Cervus elaphus</i> cf. <i>elaphus</i>										
<i>Cervus elaphus</i> cf. <i>acoronatus</i>										
<i>Megaloceros</i> sp										
<i>Megaloceros</i> cf. <i>giganteus</i>										
<i>Ovibos</i> cf. <i>sussenbornensis</i>										
<i>Bos primigenius</i> / <i>Bison</i> <i>priscus</i>										
<i>Bison</i> sp										
<i>Homo antecessor</i>										
<i>Ursus</i> sp										
<i>Felis</i> sp										
<i>Panthera</i> sp										
<i>Vulpes</i> sp										
<i>Canis</i> sp										

³ Al realizar el sondeo estratigráfico se va rebajando la superficie en tramos de 10 cm de espesor, siguiendo el buzamiento de los estratos. Cada uno de estos tramos recibe el nombre de "Talla".

Tabla III (continuación)

	TD3	TDW 4	TDW 4B	TD5	TD6 (inf)	TD6 (sup)	TD7	TD8	TD9	TD10
<i>Erinaceus</i> sp.										
<i>Crocidura</i> sp										
<i>Beremendia</i> sp										
<i>Beremendia fissidens</i>										
<i>Neomys</i> sp										
<i>Sorex</i> sp										
<i>Talpa</i> sp										
<i>Galemys</i> sp										
<i>Mimomys savini</i>										
<i>Arvicola</i> cf. <i>sapidus</i>										
<i>Pliomys episcopalís</i>										
<i>Pliomys</i> sp										
<i>Pliomys lenki</i>										
<i>Microtus</i> sp										
<i>Microtus agrestis</i>										
<i>Microtus</i> aff. <i>arvalis</i>										
<i>Iberomys</i> aff. <i>huescarensis</i>										
<i>Iberomys</i> sp. nov.										
<i>Iberomys brecciensis</i>										
<i>Allophaimoys chalinei</i>										
<i>Stenocranius gregaloides</i>										
<i>Allocricetus</i> sp										
<i>Allocricetus bursae</i>										
<i>Terricola</i> aff. <i>arvaldens</i>										
<i>Terricola atapuerquensis</i>										
<i>Eliomys quercinus</i>										
<i>Micromys</i> cf. <i>minutus</i>										
<i>Apodemus</i> cf. <i>flavicollis</i>										
<i>Marmota</i> sp										
<i>Hystrix refossa</i>										
<i>Castor fiber</i>										
<i>Oryctolagus</i> sp										

2.2.5.4. Estudios Tafonómicos y Zooarqueológicos

Al hablar de la tafonomía y la génesis de las acumulaciones de restos en Gran Dolina hay que distinguir, una vez máss, entre las especies de pequeño tamaño (aves, reptiles, anfibios y micromamíferos) y las de mayor tamaño. En el Cuadro 1 se resumen los agentes que han intervenido en las acumulaciones de los diferentes niveles de Gran Dolina.

La microfauna presente en Gran Dolina ha sido acumulada por diferentes rapaces, según los niveles (Fernández Jalvo & Andrews, 1992; Fernández Jalvo,

1995). El búho real (*Bubo bubo*) ha sido el agente acumulador en el nivel TD3, mientras que el búho chico (*Asio otus*) lo ha sido en los niveles TD4 y TD11. El cárabo (*Strix aluco*) es el predador que originó las acumulaciones de TD5 y TD6, mientras que en TD10 la situación es más compleja, ya que probablemente intervinieron una rapaz diurna, el cernícalo (*Falco tinnunculus*), y otra nocturna, el búho chico (*Asio otus*).

Rosell (1993), interpreta que la acumulación de TDW4 es de carácter secundario. Es decir, los animales caerían dentro de las cavidades kársticas que funcionarían como trampas naturales y, posteriormente, los restos serían acumulados en la zona de TDW4 por transporte hídrico dentro del karst. Algunos de los restos de herbívoros presentan señales de haber sido consumidos por carnívoros. Este proceso se produciría tras caer los animales dentro de las cavidades. Según este mismo autor, los relativamente abundantes restos de úrsidos que aparecen en este nivel corresponderían a animales muertos dentro del sistema kárstico durante el periodo de hibernación.

El proceso de acumulación sería muy similar en TDW4B (que Rosell (1993) interpreta como la base de TD5), con la salvedad de que se identifica la intervención de puercoespines (*Hystrix*) y homínidos, junto con carnívoros, sobre algunos de los restos. Los carnívoros que habrían accedido a los animales caídos en la trampa serían cánidos y, más raramente, algún gran felido. La actividad de los homínidos sería marginal, carroñeando los huesos dejados por los carnívoros en busca de la médula (Rosell, 1993).

El nivel TD6 no ha sido aún excavado en toda su potencia, por lo que aquí nos referiremos únicamente a su parte superior. Es en esta parte superior donde se localiza el llamado "Estrato Aurora", en el cual se encontraron restos de varios homínidos asociados a fauna e industria lítica (Carbonell *et al.*; 1995). Las especies de macromamíferos representadas cubren un gran espectro de tamaños, desde puercoespines a proboscídeos, pero las especies más grandes están representadas por individuos inmaduros. Todos los restos se encuentran muy fracturados por acción antrópica y las marcas de corte con útiles líticos son abundantes; la intervención de carnívoros es muy marginal y nunca previa al acceso de homínidos. Todo esto lleva a Fernández Jalvo *et al.* (1996) a interpretar que los animales, incluyendo a los propios homínidos, fueron aportados a la

cueva y consumidos por algún grupo humano.

El último nivel estudiado hasta el momento ha sido TD10. Díez (1993) identifica procesos diferentes para carnívoros y bóvidos por un lado y el resto de los herbívoros por el otro. Los primeros serían restos de esqueletos que llegaron por transporte gravitacional y no muestran intervención de agentes biológicos. Los segundos fueron consumidos por carnívoros y homínidos, pero dicho autor manifiesta la imposibilidad de conocer la forma de aporte de los restos a la cavidad.

Nivel	Microfauna	Macrofauna	
		Agente Acumulador	Acceso secundario
TD11	<i>Asio otus</i>	?	?
TD10	<i>Falco tinunculus</i> y <i>Asio otus</i>	? Transporte gravitacional	Carnívoros y homínidos sobre cérvidos y équidos
TD9	estéril	estéril	estéril
TD8	?	?	?
TD7	estéril?	Trampa natural?	?
TD6 sup	<i>Strix aluco</i>	Acumulación antrópica	Carnívoros (escaso)
TD6 inf		?	?
TD5		?	?
TDW4B	<i>Asio otus</i>	Trampa natural	Cánidos, Félidos y hominidos (muy escaso)
TDW4			Carnívoros (muy escaso)
TD3	<i>Bubo bubo</i>	?	

Cuadro 1. Agentes tafonómicos que han intervenido en los diferentes niveles de Gran Dolina.
Datos de Carbonell *et al.* (1995), Díez (1993), Fernández Jalvo (1995), Fernández Jalvo & Andrews (1990), y Rosell, (1993)

2.3. Cambios climáticos en el Pleistoceno.

A principios de siglo, Penk y Brückner (1909) establecieron la existencia en el Cuaternario de 4 periodos glaciales, separados por estadios interglaciales a partir del estudio de las terrazas de varios ríos de los Alpes. Estos periodos glaciales fueron bautizados con los nombres Würm, Riss, Mindel, y Günz. Posteriormente se reconocieron similares señales de glaciación en otras áreas de Europa y en Norteamérica., nombrandose a los periodos por ellas representados con denominaciones locales, y correlacionandolos con los descritos para los Alpes.

Sin embargo, hoy en día se sabe que esta visión es excesivamente simplista. En las últimas décadas los estudios paleoclimatológicos en general, y los del Pleistoceno en particular, han experimentado un salto cualitativo debido, fundamentalmente a los esfuerzos del proyecto CLIMAP (Climate: Long-range Investigation Mapping and Prediction). Gracias a este proyecto se ha reconstruido la secuencia de cambios climáticos a lo largo del Pleistoceno, y se ha profundizado en la comprensión de los mecanismos y procesos de inicio y final de las etapas glaciales. También se ha modelizado el clima de los periodos glaciales, en especial el del último máximo glacial (Bradley, 1985; Crowley & North, 1991).

En estos avances han tenido gran importancia la aplicación de nuevas técnicas, que permiten obtener datos cuantitativos sobre el clima del pasado, susceptibles de ser utilizados para la construcción de modelos. Entre estas técnicas cabe destacar tres que se aplican a testigos extraídos de sedimentos marinos: la concentración de isótopos del oxígeno en caparzones de foraminíferos, la abundancia de especies marcadoras de etapas frías o cálidas y las variaciones de tamaño y morfología de determinadas especies de foraminíferos.

-Abundancia de especies. Ciertas especies de foraminíferos son suficientemente estenotermas como para poder ser usadas como indicadoras de la temperatura del agua en la que vivieron. Para este tipo de estudios se "calibran" las especies en función de las temperaturas a las que viven actualmente (generalmente la media del mes de febrero y la media del mes de agosto), y a

partir de estos datos se contruyen ecuaciones que relacionan la abundancia de las distintas especies con la temperatura (Bradley, 1985). De esta forma pueden obtenerse curvas de paleotemperaturas del océano a lo largo de columnas sedimentarias. Combinando datos de diferentes muestras, pueden reconstruirse mapas de paleotemperaturas de la superficie del océano.

-Los isótopos del oxígeno. La concentración del isótopo ^{18}O en un precipitado de carbonato cálcico que se forma en una solución acuosa es ligeramente mayor que la concentración en la solución, e inversamente proporcional a la temperatura. Por tanto, la concentración de este isótopo en los caparazones calcáreos de foraminíferos marinos puede ser una señal de la temperatura a la que vivieron estos organismos. La concentración de ^{18}O ($\delta^{18}\text{O}$) se expresa como la desviación de la concentración en la muestra respecto de un valor patrón elegido arbitrariamente, expresado en ‰. Así, valores negativos de $\delta^{18}\text{O}$ indican menor proporción de ^{18}O respecto al patrón, y valores positivos, concentración mayor de este isótopo (Bradley, 1985). Sin embargo, la concentración de ^{18}O en los caparazones no es función solamente de la temperatura (Emiliani, 1955, 1966). Este valor depende también de la concentración del isótopo en el agua del mar, la cual es mayor en épocas glaciales. Este fenómeno se debe a que las moléculas de agua más ligeras (las que contienen ^{16}O) se concentran en la fase sólida durante el proceso de congelación, con el resultado de que el hielo se enriquece en ^{16}O y el agua del mar en ^{18}O . Por tanto, valores altos de $\delta^{18}\text{O}$ indican, no tanto bajas temperaturas en el océano, como un gran volumen de hielo continental. Además, el intento de estimar paleotemperaturas a partir de $\delta^{18}\text{O}$ choca con tres problemas, a saber: la ya mencionada distinta concentración de ^{18}O en el mar en épocas pasadas; el llamado efecto vital, es decir que el carbonato que precipita por procesos fisiológicos en el caparazón de los foraminíferos no lo hace igual que lo haría en condiciones de equilibrio en disolución; y, por último, el hecho de que las especies de foraminíferos realizarían migraciones a lo largo de la columna de agua en función de los cambios de salinidad que acompañarían a los periodos glaciales (Bradley, 1985).

Midiendo el valor de $\delta^{18}\text{O}$ en testigos extraídos de sedimentos marinos se puede obtener un registro continuo de las variaciones climáticas a lo largo del periodo representado por la secuencia sedimentaria. Así, se estableció el concepto de los "estadios de los isótopos del oxígeno" para referirse a los

periodos en los que las proporciones de dichos isótopos indican etapas frías o cálidas respecto al presente. Los episodios cálidos (interglaciales o interestadiales), es decir con valores bajos de $\delta^{18}\text{O}$, se identifican con números impares, mientras que a los episodios fríos (glaciales) se les asignan números pares. A su vez, cada uno de estos episodios puede subdividirse en otros designados con letras minúsculas (5a, 5b, 5c...). Además, se pueden combinar datos de muestras procedentes de diferentes puntos, y asignar edades absolutas a cada uno de los estadios. Para ello se emplean datos paleomagnéticos (inversión Matuyama/Brünhes), radioisótopos y correlaciones bioestratigráficas. Gracias a este método disponemos hoy de curvas continuas que reflejan los cambios climáticos acaecidos durante todo el Pleistoceno (Shackleton y Opdyke 1976, Williams *et al.* 1988). La Figura 16 muestra una de estas curvas, compuesta a partir de datos de diferentes muestras.

2.3.1. Mecanismos causales. Los ciclos astronómicos.

Aunque históricamente se han propuesto diferentes mecanismos para explicar la sucesión de periodos glaciales e interglaciales durante el Pleistoceno (etapas de vulcanismo, tectónica...), la teoría más ampliamente aceptada en la actualidad es la astronómica o de Milankovitch (Berger, 1992, Denton & Hughes, 1983). Pese a que la teoría cuenta con precedentes desde mediados del siglo XIX, su formalización se debe al astrónomo serbio Milutin Milankovitch, de quien toma su nombre (Crowley & North, 1991). En un trabajo hoy clásico, Milankovitch (1930) calculó las variaciones temporales y geográficas de la radiación solar incidente, a partir de la mecánica de los cuerpos celestes. Sin embargo la teoría de Milankovitch no recibiría aceptación generalizada hasta que trabajos más recientes demostraron la coincidencia de sus cálculos con los datos paleoclimáticos obtenidos de diferentes fuentes (Hays *et al.* 1976, Denton & Hughes, 1983).

Antes de exponer brevemente las líneas fundamentales de esta teoría, debemos recordar algunos conceptos básicos de astronomía (Figura 15). La Tierra gira en una órbita elíptica en torno al Sol, la distancia entre el centro geométrico de la elipse y la posición del Sol se llama excentricidad. Como consecuencia la

distancia de la la Tierra al Sol no es la misma a lo largo del ciclo astronómico, existiendo un punto de la órbita en que la Tierra está a una mínima distancia del Sol (perihelio) y otro en el que dicha distancia es máxima (afelio). Debido a este hecho, la radiación que llega a las capas altas de la atmósfera tiene su máximo en el perihelio (aproximadamente un 3.5% más que la media anual) y su mínimo en el afelio (un 3.5% menos que la media anual). Además, el eje de la Tierra no es perpendicular al plano definido por la órbita terrestre (la eclíptica), sino que está inclinado unos 23 grados con respecto a ella (oblicuidad). La oblicuidad es responsable de las estaciones, al variar el ángulo de incidencia de los rayos solares en cada uno de los hemisferios según la posición en la órbita (equinoccios y solsticios).

La teoría de Milankovitch se basa en que, debido a las interacciones entre los cuerpos celestes, ninguno de los parámetros anteriores ha permanecido constante a lo largo de la historia de la Tierra. La excentricidad ha variado, con una periodicidad entre 100.000 y 400.000 años, desde una órbita casi circular a otra mucho más elíptica que la actual, en la cual la diferencia entre la energía incidente en el afelio y el perihelio era del 30%. El efecto de este cambio en cada uno de los hemisferios es opuesto (Bradley, 1985).

La oblicuidad ha oscilado entre los valores de 21.8° y 24.4° , con una periodicidad media de 41.000 años. Este cambio en la inclinación del eje terrestre tiene poco efecto en latitudes bajas, pero es muy marcada su influencia en zonas próximas a los polos. Al aumentar la oblicuidad se incrementa la radiación incidente en latitudes altas durante el verano, pero disminuye la recibida durante el invierno. Este factor tiene igual efecto en ambos hemisferios.

Se llama precesión de los equinoccios a las variaciones en el momento en que se producen el afelio y el perihelio en relación a las estaciones. Este hecho se debe en parte a que el eje terrestre describe un giro completo cada 23.000 años (ver Figura 15) y en parte a que la elipse descrita por la Tierra en su órbita gira en torno a uno de sus focos, y tiene como efecto aumentar la cantidad de radiación que incide en las capas altas de la atmósfera en el verano y disminuir la del invierno o viceversa (Crowley & North, 1991). El efecto es opuesto en cada uno de los hemisferios.

Estos factores se combinan entre sí generando un patrón complejo de variación en la distribución de la energía incidente a lo largo del año, ya que el total anual es constante. Estas variaciones en la energía incidente suelen expresarse como *anomalías* es decir, como la diferencia entre el valor de la variable para un punto de la superficie terrestre en un momento determinado y el de la variable en el mismo punto en un año de referencia (concretamente 1950) (Bradley, 1985).

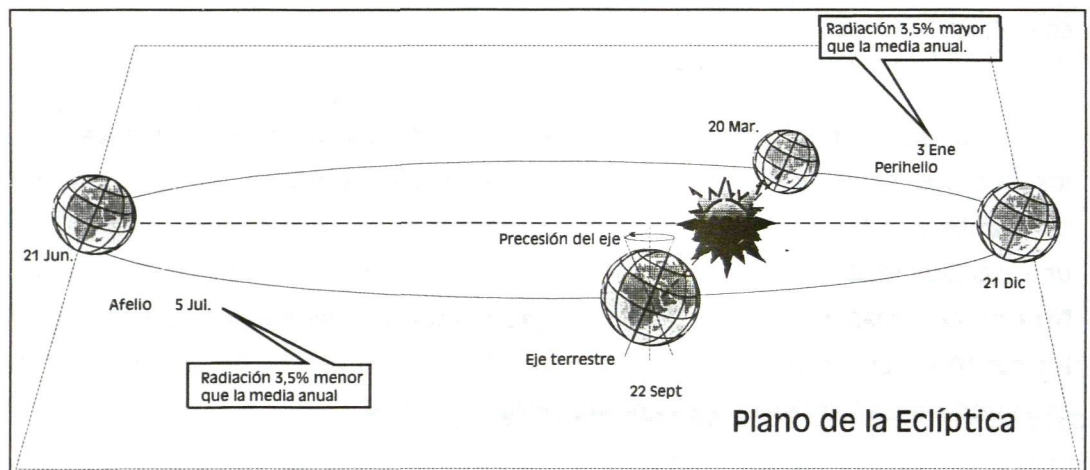


Figura 15. Esquema ilustrativo de los diferentes parámetros orbitales que intervienen en la teoría de Milankovitch.

Milankovitch concedió especial importancia a las anomalías en latitudes altas (60-70° N). Si la radiación incidente durante el verano boreal no es suficiente, no todo el hielo que se haya formado durante el invierno en las áreas continentales comprendidas en esas latitudes podrá fundirse, favoreciendo la formación de grandes capas de hielo continentales. Una situación así se produce cuando la oblicuidad es mínima, la excentricidad alta y el verano boreal coincide con el afelio, situación que se produjo 185.000, 115.000 y 70.000 años antes del presente (Bradley, 1985). Además en esas condiciones, los inviernos son más

cálidos, por lo que la evaporación en los trópicos sería mayor, y por tanto la precipitación de nieve invernal en latitudes altas más alevada.

Kukla *et al.* (1981) han desarrollado un modelo que les permite hacer retrodicciones de los momentos en que se produjeron las etapas glaciares e interglaciares durante el último millón de años en función de los tres parámetros orbitales antes mencionados. Según este modelo los periodos cálidos se producen cuando la oblicuidad es alta ($>23,8^\circ$) y el perihelio está situado en Junio. Sus resultados son bastante coincidentes con los registros paleoclimáticos.

2.3.2. La secuencia de cambios climáticos en el Pleistoceno.

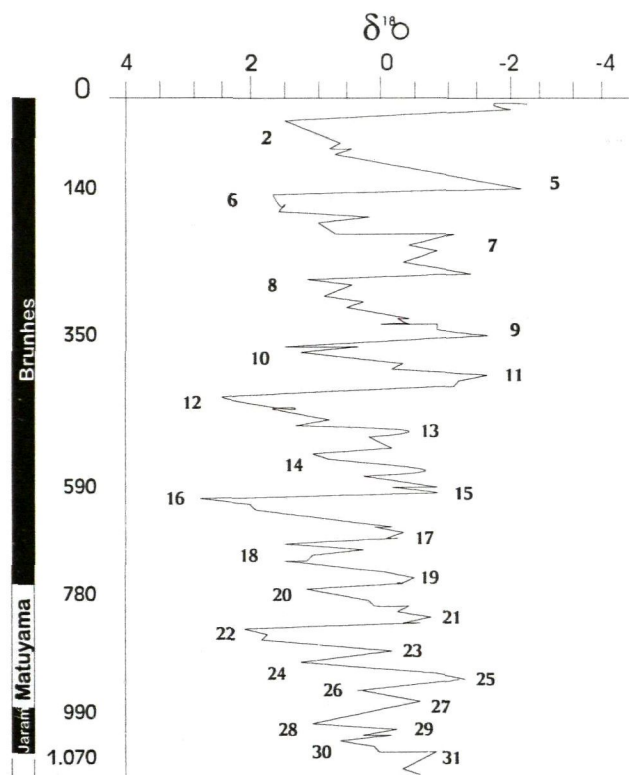
Como se ha dicho más arriba, uno de los métodos más fructíferos para el estudio de los cambios climáticos en el Pleistoceno es el de los estados isotópicos del oxígeno. La curva que representa las variaciones en $\delta^{18}\text{O}$ en los sedimentos marinos se emplea frecuentemente como patrón con el que correlacionar los yacimientos continentales y como indicación de las condiciones paleoclimáticas durante los periodos de estudio (p. e. Aguirre y Hoyos 1992, Legendre, 1987a). En la Figura 16 podemos ver una curva de las variaciones en $\delta^{18}\text{O}$ desde la base del Jaramillo hasta el presente. Estas son algunas de sus características principales:

- Existe un cambio en la amplitud y frecuencia de los ciclos a nivel del límite Matuyama-Brunhes (estadio 20). Durante la fase Matuyama la frecuencia de los ciclos es de 100.000 años, mientras que en la fase Brunhes es de 41.000 años (Williams *et al.*, 1993).
- No todos los episodios glaciares son de la misma intensidad. Así, el episodio 16 es el que muestra el valor más positivo de toda la secuencia, mientras que el valor más negativo corresponde al interglacial 5 (Williams *et al.*, 1988).
- Los interglaciales (a excepción del 5) muestran valores de $\delta^{18}\text{O}$ considerablemente menores que el presente, especialmente aquellos

anteriores al 11, indicando por tanto un volumen de hielo superior al actual (Williams et al, 1988). Sin embargo, Zagwijn (1992a) distingue dos tipos de periodos cálidos en el Pleistoceno Medio y Superior. El primer tipo, en el que se agrupan el Eemiense, Holsteniense y el interglaciar IV del Cromeriense, está caracterizado por la dispersión de *Abies* en el norte de Europa más allá de su límite actual al final de cada uno de estos periodos glaciares. El segundo tipo de periodo cálido incluiría el Weichseliense temperano, el intervalo Hoogeveen y el Cromer III, y se caracteriza por la ausencia de *Abies* del norte de Europa, un nivel del mar más bajo que el actual, y un clima menos oceánico que el anterior (ver tabla IV).

Tabla IV. Clasificación de los periodos cálidos del Pleistoceno identificados en los Países Bajos en función de su caracter más o menos oceánico, inferido a partir de la distribución de *Abies*. (Según Zagwijn, 1992a)

Años a. p.	Holoceno		
	Weichseliense		
		Amersfoort/Brorup/Odderade	Menos oceánico
	Eemiense		Oceánico
	Saaliense		
		Hoogeveen	Menos oceánico
	Holsteniense		Oceánico
	Elsteriense		
	Cromeriense		
		InterglaciariV	Oceánico
-400.000			
		InterglaciariIII	Menos oceánico
		InterglaciariII	
-700.000		InterglaciariI	



Estadio isotópico	²³⁴ Th	Sedimentación constante	Williams <i>et al.</i> 1988
1/2	11,2	13	
2/3	36,2	32	
3/4	69,0	64	
4/5	81,6	75	
5/6	144,7	128	128
6/7	208,1	195	194
7/8	259,6	251	258
8/9	301,6	297	313
9/10	347,9	347	359
10/11	361,9	367	386
11/12		440	430
12/13		472	486
13/14		502	521
14/15		542	544
15/16		592	589
16/17		627	622
17-18		647	658
18-19		688	659

Figura 16. Curva de los isótopos de oxígeno desde la base del episodio Jaramillo compuesta a partir de datos procedentes de diferentes muestras. (Redibujado a partir de Williams *et al.*, 1988), y tabla con las edades de los estadios isotópicos según tres técnicas diferentes de datación: Datación radiométrica por torio (²³⁴Th); datación interpolada suponiendo que la tasa de sedimentación es constante (Lario, 1996 y Williams *et al.*, 1988).

Material y Métodos



3. Material y Métodos

3.1. Material

Como ya se ha dicho, los niveles y yacimientos incluidos en este estudio han estado determinados por el curso de las excavaciones. Es necesario señalar que mientras que los materiales del yacimiento Galería provienen de una excavación en extensión los de Gran Dolina provienen de sondeos. Esto implica que el material de Gran Dolina es mucho menos abundante que el de Galería y que los estudios auxiliares de la Paleoeología, como los tafonómicos y zooarqueológicos, están mucho menos avanzados en este yacimiento.

En total se han estudiado 5 niveles de Gran Dolina: TDW4, TDW4b (base de TD5), TD6, y TD8. El nivel TD7 no se ha incluido en los análisis de la estructura de comunidades porque en el sondeo solamente se encontró un esqueleto de bóvido, en muy buen estado de conservación, pero que no permite el estudio desde el enfoque que aquí se realiza. Este ejemplar sí se ha incluido en la parte de estimación del peso. En el momento de escribir estas líneas se está procediendo a la excavación de los niveles de la parte alta de Gran Dolina (TD10 y TD11). Se ha preferido no incluir estos niveles ya que en la excavación en curso estamos encontrando problemas para establecer la correspondencia exacta de los niveles de la excavación en extensión con los de la excavación antigua. El estudio de estos niveles debería basarse en el material de esas excavaciones antiguas, por lo cual se ha preferido no incluir estos niveles en la presente Tesis y postponer su estudio para un futuro próximo.

Respecto al yacimiento Galería se han estudiado las dos Unidades estratigráficas con contenido paleontológico, esto es, la GII y la GIII.

Los Materiales estudiados se encuentran depositados en el Museo Arqueológico de Burgos. No obstante, los materiales excavados en los últimos años se encuentran transitoriamente depositados en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid y el Laboratorio de Arqueozoología de la Universidad Rovira i Virgili de Tarragona, hasta su entrega al Museo Arqueológico de Burgos.

3.2. Métodos

3.2.1. Comunidades.

3.2.1.1. Comunidades, Biomas y Ecosistemas.

Existe bastante consenso entre los diferentes autores a la hora de definir el concepto de "comunidad". Se entiende por tal el conjunto de organismos que habitan un área geográfica concreta, y entre los cuales existen relaciones de diferente intensidad (Lincoln *et al.*, 1982; Margalef, 1991, Odum, 1972). Con el nombre de "bioma" suele designarse a un tipo de comunidad (incluyendo en ella tanto a los animales como a la vegetación) con características propias, y generalmente tipificada por la fisionomía de la vegetación (Colinvaux, 1973, Lincoln *et al.*, 1982, Müller, 1976; Odum, 1972). Whitaker (1970) introduce un matiz en la definición de bioma, ya que lo considera como un tipo de comunidad en un continente dado, agrupando los biomas similares de continentes diferentes bajo el nombre de *tipos de bioma*. Así, según Whitaker el chaparral de California, el maquis mediterráneo y el "fynbos" de África del Sur son 3 biomas, que pertenecen al mismo "tipo de bioma", el matorral templado, mientras que para Lincoln *et al.* (1982) todas las comunidades ahí incluidas pertenecerían a un mismo bioma, que ellos denominan "chaparral" y Margalef (1991) "matorrales siempre verdes". Todas las definiciones coinciden, sin embargo, en no incluir el medio físico en el concepto de Bioma, a pesar de que en la práctica se tienen muy presentes los factores climáticos para aplicarlo.

El término "Ecosistema", introducido por Tansley, (1935), se aplica al conjunto formado por la comunidad y el medio físico en el que habita. Sin embargo, detrás de esta definición generalmente admitida se esconden dos conceptos diferentes. Para unos el ecosistema es una entidad real que funciona como una unidad (por ejemplo Lincoln *et al.*, 1982), mientras que para otros es algo que sólo existe "en los ojos del observador" (Colinvaux, 1973).

3.2.1.2. Clasificación de las comunidades.

Según hemos visto, el concepto de bioma es en sí mismo una clasificación de las comunidades bióticas. Toda clasificación es en mayor o menor grado artificial, ya que en la biosfera no suele haber fronteras nítidas, sino gradaciones. Por esta razón no es de extrañar que cada autor que se ocupa del tema proponga reconocer un diferente número de biomas (ver Cuadro 2). Sin embargo, en líneas generales, suele haber un consenso en los tipos principales. Las diferencias se deben en muchos casos a un problema de escala de apreciación, pudiendo, en función de ella distinguir un mayor o menor número de biomas. También es importante la "posición del observador", ya que cada autor tiende a hacer más subdivisiones para las comunidades que le son más próximas. Por ejemplo, Odum (1972) reconoce las formaciones de "piñón y junípero" del este de Norteamérica como un bioma diferente, es decir, con la misma categoría que la tundra o el desierto.

Para el fin que aquí nos ocupa necesitamos únicamente una clasificación que sea operativa, por ésto se ha elaborado a partir de las propuestas por otros autores, pero adaptándola a las comunidades empleadas en este análisis. Así, hay que tener en cuenta que aplicando estrictamente las clasificaciones del Cuadro 2, nos encontraríamos ante la paradoja de que muchas de las comunidades consideradas pertenecerían a más de un bioma. Esta paradoja afectaría de forma más marcada, pero no exclusiva, a las comunidades de áreas montañosas, donde es normal encontrar, al menos, 2 ó 3 formaciones diferentes en un gradiente altitudinal. Podría optarse por considerar las comunidades animales que aparecen en cada una de estas formaciones vegetales independientemente, pero ésto introduciría otro problema. En efecto, no debemos olvidar que nuestro objetivo es comparar la estructura de las comunidades actuales con las fósiles. En este marco, muy difícilmente encontraríamos un yacimiento en el que únicamente aparecieran los mamíferos que vivían en una única formación vegetal de las que se encontraban en el área durante la génesis del mismo. Por otra parte, es probablemente irreal hablar, por ejemplo, de la comunidad de mamíferos de un abetal del Pirineo como distinta a la del piso inferior o el superior, ya que los animales realizan movimientos diarios o estacionales entre estas formaciones vegetales (Ruiz-Olmo *et al.*, 1991).

Cuadro 2. Biomas o tipos de bioma según diferentes autores.

<p>Whitaker (1970)</p> <ul style="list-style-type: none"> • Pluvisilva (Tropical rainforest). • Bosque tropical seco (Tropical seasonal forest). • Bosque templado-oceánico (Temperate rainforest). • Bosque caducifolio (Temperate deciduous forest). • Bosque esclerófilo (Temperate evergreen forest). • Taiga. • Bosque tropical de montaña (Elfinwood) • Bosque tropical caducifolio (Tropical broadleaf woodland). • Bosque espinoso (Thornwood). • "Dehesas" (Temperate woodland). • Matorral mediterráneo (Temperate woodland). • Sabanas (Savanna). • Praderas (Temperate grasslands). • Matorral de alta montaña (Alpine shrubland). • Pradera de alta montaña (alpine grassland). • Tundra. • Matorral semidesértico (Warm semidesert scrub). • Estepas (Cool semidesert). • Estepa de alta montaña (Arctic-Alpine semidesert). • Desiertos cálidos (True desert). • Desierto de alta montaña. (Arctic-Alpine desert). 	<p>Odum (1972)</p> <p>Tundra.</p> <p>Biomasa de bosque de coníferas del norte.</p> <p>Bioma húmedo templado de bosque de coníferas.</p> <p>Biomasa de bosques deciduos templados.</p> <p>Biomasa de bosques deciduos templados.</p> <p>Biomasa de bosques subtropicales siempre verdes de hoja ancha.</p> <p>Biomasa templados de pradera.</p> <p>Biomasa tropicales de sabana.</p> <p>Desierto.</p> <p>Chaparral.</p> <p>Piñón y Junípero.</p> <p>Bosque de lluvias tropical.</p> <p>Bosque deciduo y de arbusto tropical.</p>
<p>Walter (1977).</p> <ul style="list-style-type: none"> • Pluviisilvas siempre verdes. • Bosques tropicales caducifolios. • Semidesiertos y desiertos subtropicales. • Bosques esclerófilos. • Bosques húmedos templados. • Bosques caducifolios. • Estepas. • Semidesiertos y desiertos con inviernos fríos. • Bosques aciculifolios boreales. • Tundra. • Montañas. 	<p>Collinson (1977).</p> <ul style="list-style-type: none"> • Pluvisilva (Rainforest). • Bosque tropical caducifolio. (Seasonal tropical forest). • Zonas áridas (Arid lands). • Bosques caducifolios templados (Temperate deciduous forests). • Bosques de coníferas (Coniferous forests) • Praderas (Temperate grasslands). • Tundra.

Por todo ello, las comunidades actuales incluidas en el presente estudio se han clasificado dentro de los biomas que se definen a continuación, insistiendo una vez más en que esta clasificación no pretende ir más allá de la función que aquí se le da.

1. Tundra.
2. Bosques de coníferas templados.
3. Bosques templado-oceánicos. Generalmente en la fachada oriental de los continentes, caracterizados por la precipitación elevada, nieblas y tendencia al gigantismo en los árboles.
4. Bosques caducifolios.
5. Sistema montañoso templado. Comunidades de áreas de montaña en latitudes medias (35-60° N ó S). Generalmente con tres pisos de vegetación: bosque caducifolio, coníferas y matorral o estepa de alta montaña.
6. Bosques abiertos esclerófilos. Bosques de coníferas o perennifolios con adaptaciones a la aridez.
7. Zonas húmedas. Comunidades de áreas permanentemente encharcadas, pantanos, marismas, etc...
8. Estepas.
9. Semidesierto. Zonas áridas con vegetación leñosa, generalmente arbustiva.
10. Desierto.
11. Praderas.
12. Sabanas.
13. Bosque Tropical caducifolio.
14. Bosque tropical lluvioso.

Aunque la fisionomía de la vegetación es la base para la definición de los biomas, esta clasificación no nos basta por sí sola cuando tratamos de estudiar la relación entre la estructura de la comunidad de mamíferos y la fisionomía de la vegetación. Ello es debido a dos factores; el primero es que biomas diferentes pueden tener fisionomías, a grandes rasgos, similares. El segundo factor es de carácter metodológico. Nos proponemos contrastar la hipótesis de que ciertas variables que describen la estructura de las comunidades de mamíferos están correlacionadas con la fisionomía de la vegetación. Para ello lo ideal es tener reflejada la fisionomía en una escala numérica, de manera que las formaciones más abiertas reciban números más bajos y las más cerradas números más altos (o al contrario, pues la elección es puramente convencional). Con este objetivo en mente se ha definido la escala siguiente.

1. Bosque cerrado.
2. Bosque adhesado o con claros.
3. Vegetación tipo sabana, predominantemente herbácea, con árboles o arbustos dispersos.
4. Matorral. Vegetación arbustiva, densa o dispersa.
5. Pradera. Vegetación herbácea densa, con práctica ausencia de leñosas.
6. Desierto. Areas con muy escasa cobertura vegetal.

Cuando en una localidad se encuentran formaciones vegetales que podrían adscribirse a dos o más categorías diferentes, el valor utilizado para este índice es el promedio de los índices para cada una de estas formaciones. Así, por ejemplo, en el Rancho Acurizal (Brasil) nos encontramos con una llanura de inundación, bordeada por formaciones de "Cerrado" y bosques caducifolios. A la llanura le correspondería el índice 5 y al Cerrado y los bosques valores de 1 ó 2, por lo que a esta localidad se le asigna el valor 3 (ver Tabla I del Apéndice A).

3.2.1.3. Elección de las comunidades.

Los criterios seguidos para la selección de las comunidades son los que se enumeran a continuación.

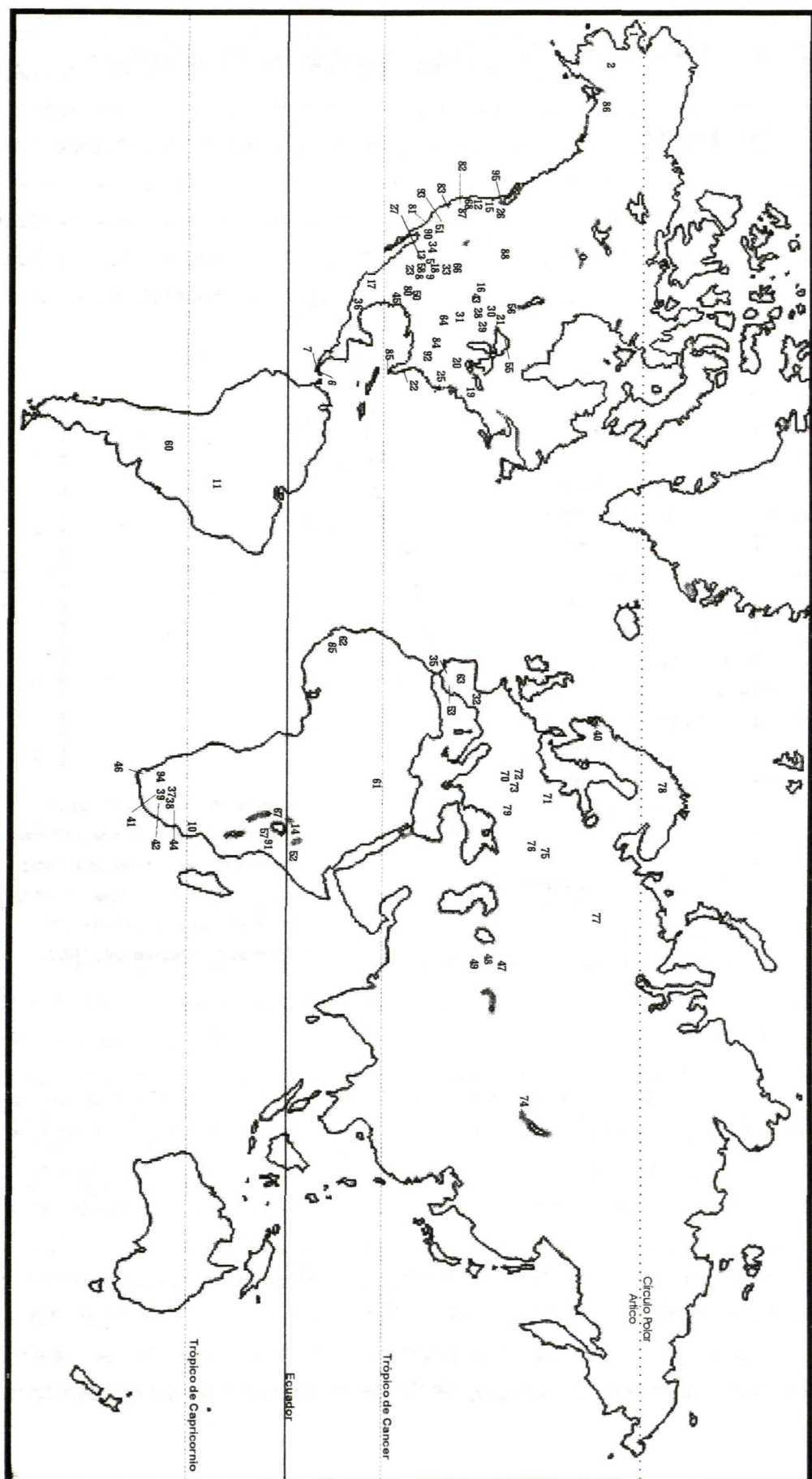
- **Tamaño del área.** Se han rechazado las listas faunísticas de zonas protegidas, reservas, parques, etc cuyas dimensiones son excesivamente reducidas. Para los Parques de Norteamérica, de los que se disponen datos precisos de sus dimensiones, no se han incluido aquellos con una superficie inferior a los 400 Km². Así mismo se han excluido los inventarios de áreas excesivamente extensas, y por ello presumiblemente heterogéneas desde el punto de vista ecológico, amén de que su inclusión haría difícil la comparación con el resto. Por esta razón se han excluido las zonas de más de 4000 Km² de superficie.
- **Muestreo y representatividad.** Aunque no es posible ejercer un control de calidad sobre cada una de las listas, se han rechazado aquellas que eran obviamente incompletas, especialmente las que muestran ausencia de un grupo taxonómico en un lugar donde se presume que debe haber algunas especies pertenecientes al mismo (por ejemplo ausencia de Carnívoros en un bosque europeo) o en las que hay un sesgo obvio en función de la talla de las especies.
- **Insularidad.** Las islas tienen peculiaridades biogeográficas propias, que influyen en la estructura de sus comunidades tanto o más que otros factores ecológicos. Por esta razón se han excluido del análisis las listas faunísticas de comunidades insulares, con una única excepción, la Isle Royal del lago Superior en (EE.UU.), ya que su tamaño y proximidad al continente hacen que su fauna sea muy similar a la que podríamos encontrar en los márgenes del lago.

No todas las especies que aparecen en los inventarios de las fuentes consultadas se han incluido en las listas utilizadas en el análisis.

- Se ha eliminado a los Quirópteros.
- No se han incluido las especies domésticas ni aquellas introducidas recientemente, y que por tanto pueden considerarse accidentales. Sí se han incluido las especies introducidas en tiempos históricos (por ejemplo ginetas en la península Ibérica) pues se considera que se han integrado en la comunidad de mamíferos.
- Se han incluido las especies que figuran en las fuentes como extinguidas en tiempos históricos, ya que se considera que su ausencia no se debe a factores ecológicos en sentido estricto.
- En los casos en que aparecen en el inventario de una comunidad dos o más subespecies de la misma especie se han considerado como una única entrada en la lista de esa comunidad, ya que sus nichos son idénticos, al menos al nivel de resolución con el que los manejamos aquí.

En total, 95 comunidades han pasado esta selección. La situación de estas comunidades en el mapa puede verse en la Figura 17. En la Tabla I del Apéndice A se enumeran todas ellas, y se consignan los códigos de identificación empleados en los análisis, el bioma al que pertenece cada una de estas comunidades, de acuerdo con la clasificación explicada más arriba, así como el valor de la variable que describe la fisionomía de la vegetación y la referencia de la que se han tomado los datos.

Figura 17. (Página siguiente). Situación de las 95 localidades de donde proceden las comunidades actuales de mamíferos que se han incluido en los análisis.



3.2.2. Métodos que describen la estructura de las comunidades.

3.2.2.1. Cenogramas

3.2.2.1.1. Antecedentes

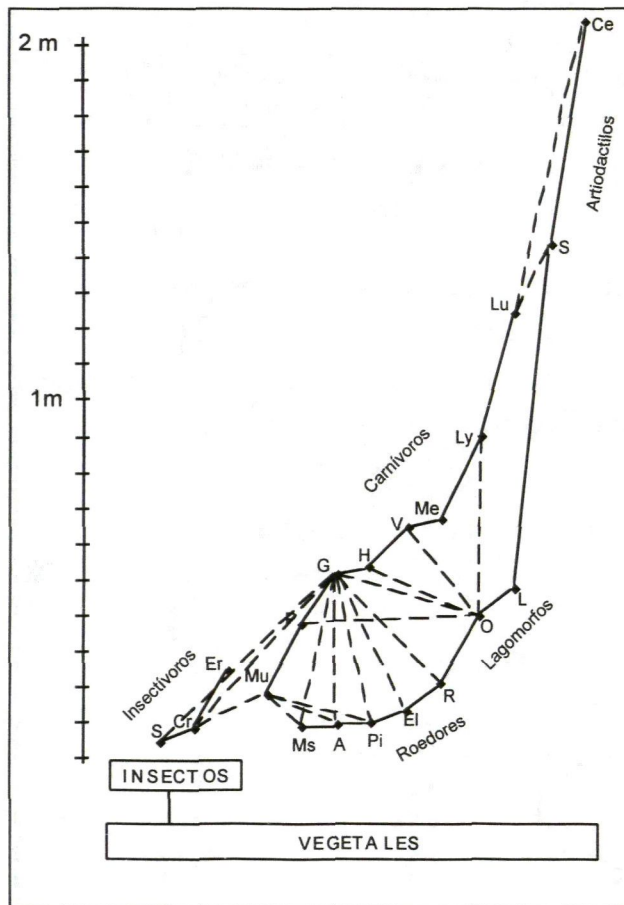


Figura 18. Cenograma de la microcomunidad de Mamíferos del Parque Nacional de Doñana. Las líneas discontinuas unen a los predadores con sus presas. (Tomado de Valverde, 1967)

Un Cenograma es una representación gráfica de la distribución de tamaños de los mamíferos de una comunidad. Este tipo de representación fue ideado por Valverde y aplicado por él mismo en el estudio de la comunidad de mamíferos de Doñana (Valverde, 1967), y concretamente al estudio de la relación entre el tamaño de los predadores y el tamaño de sus presas. Los cenogramas de Valverde consisten en representar en el eje de abscisas las especies ordenadas por tamaños y en el de ordenadas la longitud de la cabeza más el cuerpo de las mismas (ver Figura 18). Así, Valverde divide a las presas en dos categorías: las micropresas, es decir aquellas cuyo tamaño es inferior al tamaño medio de los predadores, y las macropresas,

especies cuyo tamaño es superior al tamaño medio de los predadores. Además, Valverde observa que, tanto en el Cenograma de Doñana como en los contruidos considerando todas las especies presentes en Europa y en Norteamérica, los predadores tienen tamaños intermedios, y que existe una zona de la gráfica en la que no hay especies de presas. Valverde llama a esta zona Banda de Predación Absoluta (BPA) que interpreta como prueba de la existencia de una presión de selección que ha desplazado a las especies depredadas hacia tamaños mayores o menores, con el fin de evitar a los predadores.

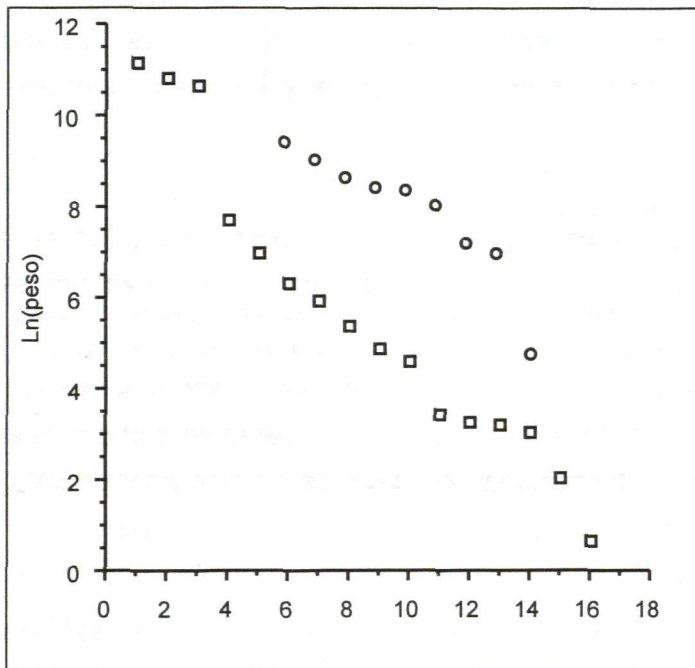


Figura 19. Cenograma de Doñana según el método de Legendre. Nótese que en el eje de ordenadas se representa el logaritmo neperiano de los pesos de las especies (en lugar de la longitud de la cabeza más el cuerpo). Las especies de presas se representan mediante cuadrados y los predadores mediante círculos. De esta forma las especies se sitúan sobre 3 rectas: la de las macropresas, la de las micropresas, y la de los predadores.

Posteriormente, Legendre (1986, 1987b) modificó el método de Valverde con el fin de poder comparar la estructura de las comunidades de mamíferos fósiles del Oligoceno-Eoceno con la de algunas comunidades actuales. Siguiendo las modificaciones de este autor, en el eje de ordenadas se deben reflejar los pesos en unidades logarítmicas (logaritmos neperianos), en lugar de la longitud de la cabeza y el cuerpo (ver Figura 19). Los quirópteros se suelen excluir del gráfico. De esta forma el cenograma puede considerarse compuesto de 4 partes:

- * La recta de los carnívoros. Las especies de carnívoros se representan por separado, ocupan las tallas medias y quedan por encima de los herbívoros.
- * La recta de las macropresas. Definida por las especies que pesan mas de 8 Kg

- * La recta de las micropresas. Definida por las especies que pesan menos de 500 g.
- * Las especies de tamaño intermedio (*the medium-sized species*). Es decir las presas de pesos comprendidos entre 500 g y 8 Kg.

En estos primeros trabajos Legendre enuncia 3 reglas empíricas para la interpretación de los cenogramas, extraídas de la comparación de algunas comunidades actuales de diferentes ambientes. Estas reglas pueden enunciarse como sigue (Legendre 1986, 1987):

- * La pendiente de la recta de macropresas es mayor cuanto más árido es el ambiente. Es decir, hay menos especies de macroherbívoros en ambientes más áridos.
- * La pendiente de la recta de micropresas es menor cuanto más cálido es el ambiente. Por tanto, en ambientes más fríos las especies de menos de 500 g son mas escasas.
- * En ambientes abiertos es decir, no boscosos, las especies de tamaño intermedio son escasas.

Sin embargo, Gunnell & Bartels (1994) afirman que la pendiente de la recta de especies de tallas intermedias (500 g a 25 Kg.) es la que refleja las condiciones de humedad del medio.

Para aplicar el método de Legendre es necesario poder comparar entre sí cenogramas de diferentes localidades actuales y fósiles. En los dos artículos citados Legendre se limita a comparar el "aspecto" de las gráficas, para lo cual éstas deben tener la misma escala relativa para el eje X y el Y, pues en caso contrario unas gráficas estarían "deformadas" respecto a otras. Esta puntualización, que parece obvia, no ha sido siempre respetada por los diferentes autores que han empleado el método (ver por ejemplo Martínez Navarro, 1992)

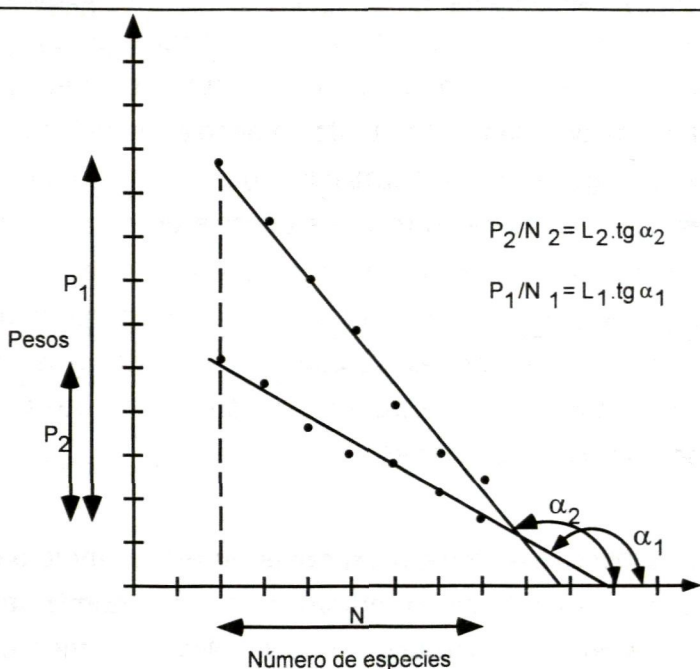


Figura 20. Representación esquemática de un cenograma. Nótese que tanto el ángulo α como la longitud de las rectas (L_1 y L_2) no dependen únicamente del número de especies (N) sino también de la relación existente entre los tamaños de las mismas.

Parece conveniente definir algunas variables que reflejen, de manera objetiva, la forma de la gráfica, al tiempo que permitan un tratamiento estadístico para la comparación de las mismas. Este problema ha sido abordado por algunos autores. Alcalá (1994) utiliza la medida de la longitud de cada una de las rectas (macropresas, micropresas y tallas medias) argumentando que "...reflejan la cantidad de mamíferos que se distribuyen en cada uno de los tramos..." (Alcalá1994, pag 403). Esto no es del todo cierto, porque la longitud no depende sólo del número de especies sino también de los pesos relativos de las mismas (ver Figura 20). Por otra parte, la confusión no debe atribuirse sólo a este autor, ya que el propio Legendre induce a error cuando escribe: "...the slope observed for the small-sized species could be an index of minimal temperatures: in more temperate conditions, there are fewer small species than found in tropical conditions" (Legendre 1986, pag 203) (el subrayado es mío). Un error continuado por otros, por ejemplo Gunnell (1994). Precisamente Gunnell (1994) y Gunnell & Bartels (1994) emplean una medida de la pendiente de las rectas para poder comparar diferentes cenogramas, pero no indican cómo han tomado esta medida.

En la práctica, cada una de las rectas de un cenograma puede considerarse como la hipotenusa de un triángulo rectángulo (ver Figura 20) cuyos catetos son el número de especies (unidades en el eje de abscisas) y los pesos de las especies (unidades en el eje de ordenadas). Por tanto, la pendiente de la recta no depende sólo del número de especies (como afirman los autores antes citados) sino también del ángulo α , es decir, de los pesos relativos de las especies que definen la recta. Para describir cualquiera de las rectas del cenograma es, pues, necesario conocer dos parámetros cualesquiera de los tres siguientes: la longitud de la recta, su pendiente, y el número de especies. Ya que, como puede verse en la Figura 20, cualquiera de ellos puede ser puesto en función de los otros dos, mediante relaciones trigonométricas elementales.

Como se ha dicho mas arriba, Legendre interpreta el número de especies de presas de tamaño intermedio como indicador de la fisionomía de la vegetación (ambientes abiertos frente a bosques). Gunnell (1994) y Gunnell & Bartels (1994) emplean una medida del "salto" existente entre las especies de micro y macropresas, pero de nuevo, sin definirla.

3.2.2.1.2. Medidas utilizadas en el presente estudio.

En cada uno de los cenogramas de las 95 comunidades actuales y las asociaciones fósiles analizadas en este estudio se han tomado las siguientes variables:

NM = Número de especies de macropresas. Es decir, las especies de peso superior a 8 Kg.

PM = Pendiente de la recta de macropresas.

Nmi = Número de especies de micropresas. Es decir, aquellas especies de peso inferior a 500 g

Pmi = Pendiente de la recta de micropresas.

NI = Número de especies de peso comprendido entre 500 g y 8 Kg.

PI = Pendiente de la recta de las especies de tamaño intermedio. Entendiendo por tal la definida por las especies comprendidas entre 500 g y 8 Kg.

NI2 = Número de especies de presas con peso comprendido entre 500 g y 25 Kg.

PI2 = Pendiente de la recta definida por las especies de presas con peso comprendido entre 500 g y 25 Kg.

NG = Número de especies de presas de peso superior a 25 Kg.

PG = Pendiente de la recta definida por las especies de presas de peso superior a 25 Kg.

NC = Número de especies de carnívoros.

PC = Pendiente de la recta de carnívoros.

En cada caso, se han calculado las rectas empleando el método de ajuste por mínimos cuadrados, utilizando como variable independiente (x) el rango que ocupa la especie en el orden de tamaños, y como variable dependiente (y) el peso de la misma.

$$y = ax + b \quad (1)$$

En un trabajo previo, hemos empleado como medida de la pendiente de las rectas el ángulo que éstas forman con el eje de abscisas (Rodríguez et al, 1996). Esta medida tiene la ventaja de que puede obtenerse a partir de gráficas publicadas por otros autores, sin necesidad de acceder a los datos originales. Sin embargo, cuando se dispone de estos datos, es mucho más práctico representar la pendiente mediante el coeficiente (a) de la recta (ecuación 1).

Debido a que las especies se ordenan en el eje de abscisas por tamaños decrecientes, el ángulo que forman las rectas con dicho eje está siempre comprendido entre 90 y 180 grados, por lo que la tangente de dicho ángulo (o el coeficiente "a" de la recta) es siempre negativa. Por esta razón, se toma el valor

absoluto de dicho coeficiente como medida de la pendiente de las rectas en todos los cálculos subsiguientes.

3.2.2.2. *Clasificación en Ecotipos.*

El concepto de convergencia en la estructura de las comunidades supone que en las comunidades entre las que existe convergencia los nichos ecológicos son similares, pero ocupados por especies diferentes. Por tanto, a la hora de comparar la estructura de las comunidades lo que debemos cotejar son los nichos. Aunque la definición de nicho es compleja podemos intentar tipificar este concepto con pocas variables. Esta es la aproximación al problema del método aplicado por Flemming (1973) para comparar la estructura de las comunidades de mamíferos de bosques de Norteamérica a lo largo de un transecto latitudinal, y desarrollado por Andrews *et al.* (1979) para ser aplicado en estudios paleoecológicos. El método desarrollado por estos autores consiste en definir tres variables discretas que describen el nicho ocupado por cada especie: adaptación locomotora (locomotor categories) alimentación (feeding categories), y talla o tamaño (size categories). Además se tiene en cuenta una cuarta variable, el orden al que pertenece la especie. Los posibles valores (lo que aquí llamaremos "Ecotipos") considerados para cada una de estas variables han sido ligeramente diferentes según los distintos autores que han aplicado el método, o incluso en distintas publicaciones de un mismo autor, siendo los más cambiantes los intervalos para los pesos en la variable de tamaño (ver cuadros).

Una vez definidas las variables, y asignado un ecotipo a cada una de las especies de la comunidad, podemos representar la abundancia relativa de cada ecotipo mediante un histograma (ver Figura 21). Comparando el aspecto de los histogramas podremos detectar semejanzas y diferencias entre las comunidades. Además también puede calcularse un índice de diversidad para cada una de las variables consideradas, que refleje cómo se reparten las especies entre los distintos Ecotipos (Flemming, 1973), Andrews *et al.* (1979). Esto es lo que Flemming (1973) llama "diversidad ecológica" (*ecological diversity*), es decir una medida que "...stresses the kinds of species found in a particular community rather than simply the number of species" (Flemming, 1973. Pag 558). El índice empleado en estos trabajos se basa en el de Shanon-Wiener, corregido de forma que tenga en cuenta

el hecho de que la diversidad sólo puede variar al cambiar la proporción de Ecotipos, ya que el número de éstos está fijado arbitrariamente.

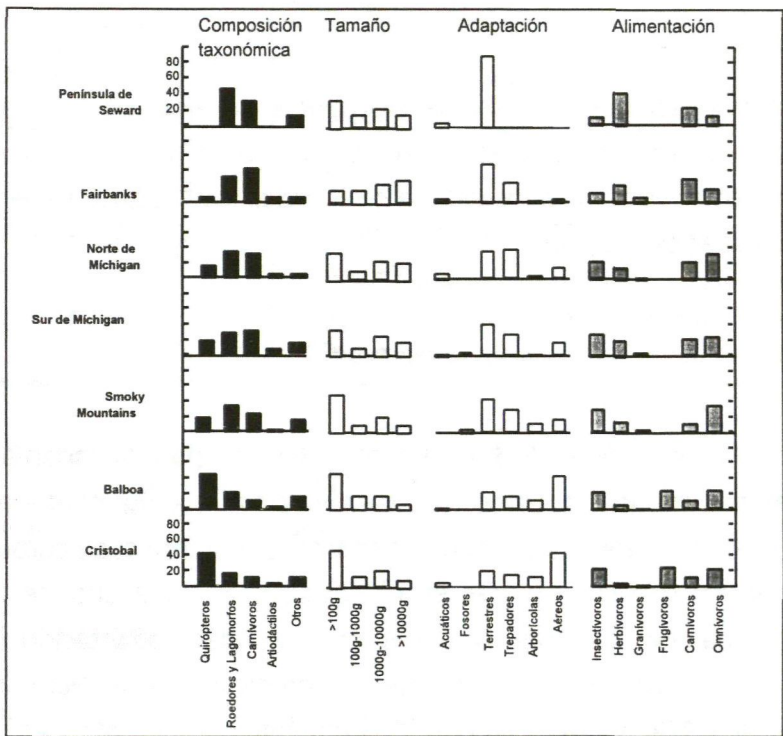


Figura 21. Histogramas de frecuencias de cada uno de los diferentes Ecotipos en 7 comunidades forestales de Norte y Centroamérica, ilustrando los cambios en la diversidad ecológica a los largo del transecto latitudinal. El eje de ordenadas representa porcentajes. (Según Flemming, 1973).

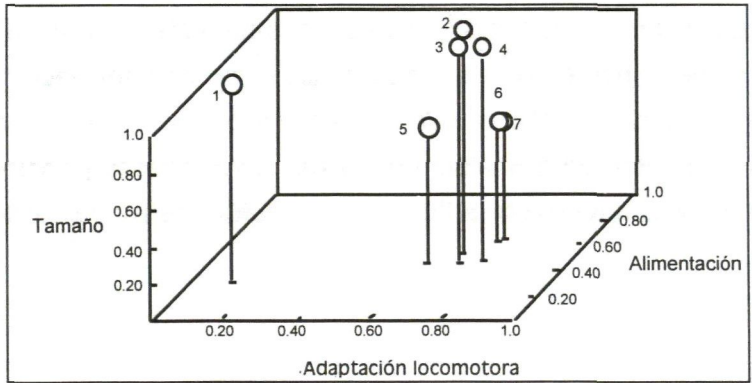


Figura 22. Representación de la diversidad ecológica de las 7 comunidades de la Figura 21. En cada eje se representa el valor del índice E para una de las variables (ver texto). 1. Península de Seward, 2. Fairbanks, 3. Norte de Michigan, 4. Sur de Michigan, 5. Smoky mountains, 6. Balboa, 7. Cristóbal. (Según Flemming, 1973).

Recordemos que el índice de Shanon-Wiener viene dado por:

$$H' = -\sum p_i \ln(p_i)$$

Siendo p_i en nuestro caso la frecuencia del ecotipo i . Para efectuar la corrección antes mencionada, se divide el valor de H' por el valor máximo que podría alcanzar, es decir el valor del índice si todos los Ecotipos tuvieran el mismo número de especies, ésto es:

$$H_{\max} = -\ln(N)$$

Siendo N el número de Ecotipos considerados para la variable. Así el valor $E = H'/H_{\max}$ nos da una indicación de la "diversidad ecológica" de la comunidad para cada una de las variables. Podemos representar ahora cada comunidad como un punto en un gráfico con tres ejes (Figura 22), en cada uno de los cuales se represente una de las tres variables consideradas (adaptación locomotora, alimentación y talla). Estos índices fueron empleados por Flemming (1973) y Andrews *et al.* (1979), y prácticamente abandonados desde entonces; sin embargo continúa hablándose del "método de la diversidad ecológica" (ver por ejemplo Andrews, 1996).

Como se ha dicho más arriba, para comparar la estructura de distintas comunidades debemos comparar los histogramas de frecuencias de los Ecotipos. Ahora bien, cuando se considera un número elevado de comunidades es imprescindible acudir a algún método estadístico para efectuar dicha comparación. Los métodos que se han empleado han sido las tablas de contingencia (Andrews *et al.* 1979), gráficos bivariantes (Andrews, 1996), y análisis multivariante (Andrews, 1995, 1996), concretamente análisis de cluster, coordenadas principales (Principal coordinates) y escalamiento multidimensional (multidimensional scaling) (Andrews, 1996).

Cuadro 3. (Página siguiente). Posibles valores (Ecotipos según la terminología empleada aquí) considerados para cada una de las variables que definen el nicho por diferentes autores y en distintos trabajos. Nótese que los Ecotipos más variables son los definidos en función del tamaño.

Ecotipos según la alimentación	
Flemming (1973)	(Andrews <i>et al.</i> (1979)
<ul style="list-style-type: none"> • Insectívoro (Insectivore). • Herbívoro (Herbivore). • Granívoro (Granivore). • Carnívoro (Carnivore). • Omnívoro (Omnivore). 	<ul style="list-style-type: none"> • Carnívoros (Carnívoros). • Insectívoros (Insectívoros) • Pacedores. (Herbívoros Grazers). • Ramoneadores (Herbivore Browsers). • Frugívoros (Frugívoros). • Omnívoros (Omnívoros). Este grupo se restringe al máximo posible, asignando especies a más de un ecotipo de los anteriores (por ejemplo herbívoro-insectívoro).

Grupos taxonómicos	
Flemming (1973)	Andrews <i>et al.</i> (1979)
<ul style="list-style-type: none"> • Quirópteros. • Roedores y Lagomorfos • Carnívoros • Artiodáctilos • Otros 	<ul style="list-style-type: none"> • Roedores • Insectívoros • Primates • Artiodáctilos • Carnívoros • Otros

Ecotipos en función del tamaño			
Flemming (1973)	Andrews <i>et al.</i> (1979)	Andrews (1990)	Andrews (1996)
<ul style="list-style-type: none"> • <100 g • 100-1000 g • 1-10 Kg • >10 Kg. 	<ul style="list-style-type: none"> • <1 Kg. • 1-10 Kg. • 10-45 Kg. • 45-180 • >180 Kg. 	<ul style="list-style-type: none"> • <100 g • 100-1000 g • 1-10 Kg. • 10-45 Kg. • 45-180 Kg. 	<ul style="list-style-type: none"> • <100 g • 100-1000 g • 1-10 Kg. • 10-45 Kg. • 45-90 Kg. • 90-180 Kg. • 180-360 Kg. • >360

Ecotipos según la adaptación locomotora	
Flemming (1973)	Andrews et al (1979)
<ul style="list-style-type: none"> • Aereos (Aerial). • Arborícolas (Arboreal). • Trepadores (Scansorial). • Terrestres (Terrestrial). • Fosores (Fossorial) • Acuáticos (Aquatic) 	<ul style="list-style-type: none"> • Aereos. (Aerial). Espacio aéreo por encima de la vegetación. • Arborícolas (Arboreal). Estrato superior de la vegetación o ramas finas. • Trepadores (Scansorial). Estratos de vegetación medio e inferior, capaces de subir y bajar por los troncos, como las ardillas. • Pequeños Mamíferos Terrestres. (SLM). Terrestres pero no restringidos al suelo, capaces de trepar a las ramas bajas de los arbustos y a los troncos caídos. • Grandes Mamíferos Terrestres. (LGM). Terrestres restringidos al suelo. • Fosores (Fossorial). Cavadores. • Acuáticos (Aquatic).

Este método ha sido aplicado en paleoecología a comunidades del Paleoceno de Norteamérica (Gunnell, 1994), Eoceno y Oligoceno de Europa (Hooker, 1992), Mioceno de Africa (Andrews *et al.* 1979), Europa y Asia (Andrews, 1996), Plioceno de la Península Ibérica (Pérez y Soria, 1989), y de Africa (Andrews, 1989), y Pleistoceno de Africa (Andrews *et al.*, 1979). Sin embargo, el número de comunidades actuales que se ha empleado para comparar no es muy elevado, siendo la mayor base de datos publicada la formada por las 23 comunidades del trabajo original de Andrews *et al.* (1979) en el que se aplica el método por primera vez. Por otra parte, estas 23 comunidades son africanas y próximas al ecuador, aunque en otros trabajos más recientes se han empleado datos de comunidades de Eurasia (Andrews, 1990) y asiáticas tropicales (Andrews, 1996)

3.2.2.2.1. Variables empleadas y definición de sus posibles valores

Al establecer los posibles valores para cada una de las variables que deben definir el nicho pensando en aplicarlos a especies actuales, existe la tentación de

distinguir gran número de posibilidades. Tomemos como ejemplo la alimentación, podemos diferenciar casi tantos tipos de alimentación como queramos. Así, podemos dividir los mamíferos que se alimentan de materia vegetal en granívoros, folívoros, pacedores, ramoneadores, generalistas, frugívoros, etc... Podemos complicar este esquema mucho más aún si tenemos en cuenta que muchas de estas especies no se nutren únicamente de vegetales, sino que pueden ingerir también distintas cantidades de invertebrados, huevos, o incluso pequeños vertebrados. Por ejemplo, las marmotas (género *Marmota*) son fundamentalmente herbívoras, pero complementan su dieta con insectos o incluso pequeños roedores (Arnold & Psenner, 1988), y los antílopes del género *Cephalophus* consumen termitas y otros insectos y capturan ocasionalmente aves u otros pequeños vertebrados (Walther, 1988). Así, Damuth (1992) llega a proponer hasta 18 categorías o ecotipos para la variable "alimentación", incluyendo algunos como "especialista en comer raíces" (*root specialist*) o "insectívoro con presas de exoesqueleto blando" (*Insectivore Soft*).

A primera vista esta forma de proceder puede parecer muy meticulosa, pero en la práctica es muy poco operativa, ya que difícilmente podríamos encontrar algún criterio para asignar una especie fósil a ecotipos como "comedor de resina", o "insectívoro con presas de caparazón de dureza intermedia", como tampoco podemos encontrar en la anatomía de la marmota ningún indicio de su costumbre de comer pequeños vertebrados. Este razonamiento es igualmente válido para la variable de adaptación locomotora (para la que Damuth (1992) llega a proponer hasta 12 ecotipos). Por esta razón se han elegido para el presente estudio categorías o ecotipos bastante amplias, y por ello imprecisas, pero que pueden aplicarse a especies fósiles con suficiente fiabilidad.

El criterio fundamental a la hora de escoger los posibles valores de cada variable ha sido que los ecotipos fueran fáciles de establecer a partir de la morfología de los fósiles. De esta forma, los Ecotipos en función de la alimentación que aquí se consideran pueden establecerse a partir de la morfología dentaria, (Andrews *et al.* , 1979), o de todo el aparato masticador (ver por ejemplo Solounias & Dawson-Sanders, 1988; Solounias & Sonja, 1993, Biknevicius & Ruff, 1992). Los Ecotipos según la forma de locomoción se pueden inferir a partir de la morfología del aparato postcraneal, y el peso de las especies se estima a partir de medidas de los dientes o del esqueleto postcraneal.

Ecotipos en función del tamaño.

Como se ha dicho más arriba, esta variable es la que más fácilmente puede dividirse en intervalos, tantos como queramos, por lo que no es extraño que haya sido aquella para la que más Ecotipos o "categorías se han definido (ver Cuadro 3). Aquí se han empleado las de Andrews *et al.* (1979).

- AB. Especies de menos de 1 Kg. de peso.
- C. Especies con peso comprendido entre 1 y 10 Kg.
- D. Especies con peso comprendido entre 10 y 45 Kg.
- EF. Especies con peso comprendido entre 45 y 180 Kg.
- GH. Especies de peso superior a 180 Kg.

Ecotipos según la alimentación

Los Ecotipos aceptados para esta variable en el presente estudio se basan en los de Andrews *et al.* (1979), pero se han simplificado al máximo posible, para facilitar la adscripción de cualquier especie fósil a algunos de ellos incluso a partir de material escaso o fragmentario. Así, los Ecotipos se definen a partir de caracteres dentarios muy simples.

- Carnívoros (CAR). Mamíferos que se alimentan fundamentalmente de otros mamíferos y aves, aunque pueden ingerir también materia vegetal, vertebrados inferiores e invertebrados. Se reconocen por poseer dentición secodonta.
- Insectívoros. (INS). Incluyendo todos aquellos animales que se alimentan fundamentalmente de invertebrados, aunque frecuentemente pueden capturar también vertebrados inferiores. Se reconocen por poseer dientes con cúspides muy agudas y generalmente numerosas.
- Ramoneadores (RAM). Grandes mamíferos que se alimentan de plantas no gramíneas. Se incluye aquí a los folívoros. Se reconocen por tener dentición braquiodonta y generalmente selenodonta.
- Pacedores (PAC). Grandes mamíferos que se alimentan de gramíneas. La

dentición es lofodonta o selenodonta, pero se caracteriza por la hipsodoncia.

- **Herbívoros (HERB).** Animales que se alimentan exclusivamente (o casi) de materia vegetal. Este ecotipo está formado principalmente por micromamíferos, pero también se incluyen aquí los grandes herbívoros que no pueden incluirse en las categorías de "Pacedores" o "Ramoneadores". Los micromamíferos tienen dientes hipsodontos y con grandes superficies de masticación (como los Arvicólidos), mientras que los grandes herbívoros incluidos en esta categoría se definen por exclusión, al no poseer los caracteres típicos de los grupos precedentes.
- **Omnívoros (OMN).** Animales que se alimentan de materia vegetal y animal, en cantidades comparables. Se reconocen por poseer generalmente dentición de tipo bunodonto.

Ecotipos en función de la Adaptación Locomotora.

Una vez más, estos Ecotipos se han definido con el objeto de que sean fácilmente aplicables a las especies fósiles.

- **Semiterrestre. (ST)** Animales que viven en el suelo, pero pueden trepar por los troncos de los árboles caídos, a los arbustos o por las rocas, generalmente, debido a su pequeño tamaño.
- **Terrestre. (TER)** Animales que viven exclusivamente en el suelo, incapaces de trepar por los troncos de los árboles.
- **Acuático (ACU).** Especies que viven en ríos o lagos, generalmente adaptadas a la natación en mayor o menor medida.
- **Arborícola (ARB).** Mamíferos que viven en los árboles, nidifican y se alimentan en ellos. Suelen presentar adaptaciones en el esqueleto postcraneal que evidencian esta forma de vida.
- **Trepador (TREP).** Mamíferos que trepan a los árboles solamente en busca de comida o refugio.
- **Fosor (FOS).** Mamíferos que viven en galerías subterráneas y se alimentan fundamentalmente bajo tierra. Generalmente presentan adaptaciones en el esqueleto postcraneal para cavar.

3.2.3. El medio físico. Variables climáticas.

El concepto de convergencia en la estructura de las comunidades implica que las comunidades que tienen estructura similar han evolucionado y/o habitan en unas condiciones ambientales parecidas. Los factores ambientales implicados son múltiples: edáficos, geomorfológicos, estacionalidad, temperatura, precipitación, etc. Sin embargo, de entre estos factores, los más determinantes son probablemente los climáticos, al tiempo que son los más fáciles de controlar a la escala a la que aquí se trabaja.

La diversidad, y/o el número de especies presentes por unidad de área son aspectos de la estructura de la comunidad. Los investigadores que se han ocupado de estudiar los patrones de variación de estas variables a escala continental o global han demostrado que se encuentran relacionadas con diferentes factores ambientales. Así, Owen (1989) ha encontrado que el número de especies de anfibios y reptiles por unidad de área en Texas (EEUU) está correlacionado con la precipitación y la temperatura. Currie (1991) correlaciona las variaciones que observa en la riqueza de especies de anfibios, reptiles, aves y mamíferos en un transecto latitudinal en Norteamérica con variaciones en la evapotranspiración potencial, mientras que el número de especies de árboles estaría más correlacionada con la evapotranspiración real. Otros estudios atribuyen las variaciones latitudinales en la riqueza de especies a las diferencias en la energía que llega a la superficie procedente del Sol (Rohde, 1992).

Numerosos autores han remarcado la influencia que tiene la precipitación en la distribución de las formaciones vegetales del globo, mientras que Budyko (1974) resalta la importancia que tiene la temperatura en la distribución de los organismos. Sin embargo, una mayor aproximación al problema enseguida evidencia que la precipitación por sí misma no es un factor determinante, ya que las condiciones de humedad de dos lugares de la Tierra con igual precipitación anual pueden ser muy diferentes en función de la temperatura. Esto nos lleva al concepto de Evapotranspiración Potencial (ETP), es decir la cantidad de agua que se evaporaría desde el suelo, por evaporación directa y por la transpiración de los vegetales si hubiera disponible toda el agua que fuese necesaria (Munn, 1970). En realidad, la ETP depende del balance de radiación, es decir, fundamentalmente, de la cantidad de energía de onda corta que llega a la superficie de la Tierra

procedente del Sol, y que es función de la latitud (Budyko, 1974). La temperatura es también función del balance de radiación y en realidad es una medida indirecta de la energía incidente, no exenta de sesgo.

Por otra parte, las cifras totales de precipitación y temperatura no son en sí mismas indicadores suficientes de las condiciones ambientales. La estacionalidad, es decir la alternancia, o no, de periodos secos y húmedos, cálidos y fríos, condiciona también el funcionamiento de las biocenosis, y podemos suponer que debe afectar a la estructura de las comunidades.

Con el fin de verificar la hipótesis de que los factores climáticos condicionan la estructura de las comunidades de mamíferos, se han calculado una serie de variables climáticas para cada una de las localidades actuales analizadas en este estudio. Estas variables se han obtenido a partir de los datos de precipitación total mensual y temperatura media mensual recogidos en estaciones meteorológicas, una para cada localidad, lo más próximas posible a éstas.

Los datos básicos de precipitación mensual y temperatura media mensual proceden de las bases de datos del GHCN (Global Historical Climatology Network: Long-Term Monthly Temperature, Precipitation, Sea Level Pressure, and Station Pressure Data) y el NCDC (National Climate Data Center). En la Tabla II del Apéndice A se indica la estación de la que se han obtenido datos para cada localidad y se proporcionan los datos de situación de las mismas.

Las variables empleadas son las que se definen a continuación.

- Temperatura media anual (T_a). Se calcula a partir de los valores de temperatura media mensual para N años y se toma la media de los valores calculados para cada uno de estos años.
- Coeficiente de variación de la temperatura media mensual (CVT_a). Se calcula la media de las desviaciones típicas de las temperaturas medias mensuales para N años. El CVT_a es igual a la desviación típica dividida por la media. Esta medida pretende reflejar la intensidad de las variaciones en la temperatura media mensual a lo largo del año. Es por tanto una medida de estacionalidad. Valores altos de esta variable indican estacionalidad elevada.

- Sumatorio de las temperaturas (ΣT). Es el producto de la temperatura media de los meses en los que la temperatura media mensual es superior a 10°C, por el número de días que dura este periodo (suponiendo todos los meses de 30 días). Este índice está fuertemente correlacionado con el balance de radiación (Budyko, 1974).
- Precipitación anual (Pa). Es la media de los valores de la precipitación anual para N años.
- Varianza anual de la precipitación mensual (CVPa). Se calcula la desviación típica de las precipitaciones mensuales a lo largo del año para N años. Análogamente al caso de la temperatura, el coeficiente de variación es la desviación típica dividida por la media. Esta variable es también una medida de la estacionalidad, alcanzando valores más elevados cuando las precipitaciones no están homogéneamente repartidas a lo largo del año.
- Evapotranspiración (ETR). Es la media de los valores de la evapotranspiración real calculados para N años. La evapotranspiración real para cada año se calcula a partir de la fórmula de Turc (Arnaiz, 1983):

$$ETR = P/[0.9 + (P^2/L^2)]^{1/2}$$

$$\text{siendo } L = 300 + 25T + 0.05T^3.$$

- Índice de aridez de Martonne (Ia). Toma valores tanto más bajos cuanto más árido es el clima, y se calcula a partir de la temperatura media anual en °C (T_m) y la precipitación anual en mm (Pa) (Rivas Martínez, 1987):

$$Ia = Pa/T_m + 10$$

En los casos en que los datos disponibles de las estaciones meteorológicas lo permiten, se ha empleado $N = 15$ años. Los años escogidos se han seleccionado en forma de 3 lustros tan alejados entre sí como lo permiten los datos disponibles. Sin embargo, en el caso de algunas estaciones no ha sido posible alcanzar este número de 15 años, o bien no han podido seleccionarse lustros, empleando en este caso todos los años en los cuales existen datos, tanto de precipitación como de temperatura, para todos los meses. Los valores de todas estas variables calculados para cada una de las estaciones de las 95 localidades

analizadas pueden verse en la Tabla III del Apéndice A.

3.2.4. Métodos estadísticos

3.2.4.1. Estimación del peso en especies fósiles. Rectas de Regresión.

La talla es, probablemente, una de las características más evidentes de un organismo fósil, si bien obtener una estimación precisa de una variable como la longitud o el peso, a partir de restos fragmentarios, es bastante más complejo. Por otra parte, la talla de un animal influye fuertemente en los valores de distintas variables fisiológicas, hasta el punto de que las características del ciclo biológico de una especie, y por tanto su nicho ecológico, depende en gran medida de su talla (Peters, 1983). Diversos trabajos y revisiones han destacado la importancia de esta variable en los estudios paleoecológicos (ver por ejemplo (Damuth & MacFadden, 1990; Legendre, 1989) y, como se ha dicho más arriba, es necesaria para la construcción de Cenogramas.

Es intuitivamente evidente que el peso de un animal está relacionado con el tamaño de sus elementos esqueléticos, en particular con la superficie de sus zonas articulares y la sección de las diáfisis. Esta relación es empleada comunmente para estimar el peso de especies fósiles a partir de las medidas del postcraneal (Alberdi *et al.* 1995; Anderson *et al.* 1985; Anyonge, 1992; Gingerich, 1990; Scott, 1983; 1991). No obstante, en numerosas ocasiones la estimación se realiza a partir de medidas de la dentición, ya que los dientes son un elemento muy frecuente en los yacimientos al tiempo que permiten identificaciones taxonómicas precisas; (Damuth, 1990; Fortelius 1990; Gingerich, 1977; Legendre & Roth 1988; VanValkenburg, 1990) sin embargo, las estimaciones suelen ser menos precisas que las realizadas a partir del postcraneal, ya que la dentición no está tan directamente relacionada con el peso (Damuth & MacFadden, 1990).

En el presente estudio se ha hecho uso de las ecuaciones publicadas en los trabajos citados en el párrafo anterior para estimar el peso de las especies fósiles de Atapuerca. Sin embargo, estas ecuaciones están con frecuencia diseñadas para estimar pesos de especies de las que se tiene una buena colección de elementos esqueléticos, o incluso esqueletos completos. Desgraciadamente, el material de

Atapuerca no cumple estos requisitos, los individuos adultos son relativamente escasos y el material se encuentra generalmente muy fragmentado (en especial los restos de herbívoros) siendo muy raro encontrar huesos enteros, o al menos las epífisis, por lo que estas ecuaciones resultan insuficientes. Por otra parte, se encuentran relativamente bien representados otros elementos esqueléticos a los que no se les ha prestado tanta atención en los trabajos citados, en particular los huesos distales de las extremidades de los artiodáctilos. Por esta razón en esta Tesis se han construido ecuaciones para estimar el peso a partir de medidas del astrágalo, centrotarsal, y falanges anteriores y posteriores de cérvidos y bóvidos.

El caso de los Carnívoros es algo diferente, ya que los trabajos publicados para estimar el peso de estos mamíferos a partir de elementos postcraneales son escasos (ver Tabla V). Por otra parte, los restos de Carnívoros son aun más escasos que los de herbívoros en los yacimientos de Atapuerca, pero generalmente aparecen mucho más enteros. Por ello se han calculado ecuaciones para estimar el peso de Carnívoros a partir de los huesos largos, desestimando el empleo de los huesos del autópodo.

La metodología empleada comunmente para construir las ecuaciones repetidamente mencionadas consiste en tomar las medidas pertinentes en ejemplares pertenecientes a especies actuales de colecciones osteológicas y calcular la media de dichas variables. Sin embargo, en las colecciones muy raramente figura el peso del animal en vida, por lo que para salvar este obstáculo se emplea el peso medio de los individuos de la especie (diferenciando por sexos cuando existe un marcado dimorfismo en tamaño). A continuación se calcula la regresión del peso sobre la/s variables elegidas, obteniendo una ecuación que permite estimar el peso de especies fósiles. Debido a que el peso aumenta con el volumen, y por tanto con el cubo de la longitud, y a que las variables independientes empleadas son dimensiones lineales, la relación es de la forma:

$$ax^b = M \quad (1)$$

donde x es la variable independiente, M el peso, y a y b coeficientes. Si la relación es isométrica el coeficiente b debe ser igual a 3. Sin embargo, las relaciones suelen ser alométricas, es decir los animales grandes no son "copias a mayor escala" de los más pequeños, y el coeficiente b es distinto de 3. Si tomamos logaritmos (naturales o

neperianos) en la expresión (1) la relación se lineariza, y obtenemos una recta del tipo:

$$\log(M) = \log(a) + b\log(x) \quad (2).$$

Es habitual transformar las medidas originales en logaritmos, de manera que la proyección de la variable dependiente sobre la independiente se aproxima a una recta. Esta transformación tiene además la ventaja de que la influencia de los valores que se desvían del resto es mucho menor que si se emplean los datos sin transformar (Smith, 1984).

Como se ha explicado más arriba, se han seleccionado las variables en función de las características del material de estudio y de los trabajos previamente publicados por otros autores. Por esta razón las variables empleadas para los artiodáctilos son totalmente diferentes de las empleadas para los carnívoros. La Figura 23 ilustra las medidas tomadas para los Artiodáctilos, mientras que las empleadas para los Carnívoros pueden verse en la Figura 24. Las figuras 25 y 26 muestran las variables definidas por otros autores para ungulados, algunas de las cuales han sido empleadas también para estimar pesos en el presente trabajo.

En los artiodáctilos se han elegido las primeras y segundas falanges de las extremidades anteriores y posteriores por ser elementos que generalmente suelen aparecer enteros en los Yacimientos de Atapuerca. Por la misma razón se han elegido el astrágalo y el centrotarsal, y por el hecho de que estos huesos soportan directamente el peso del animal.

Respecto a los Carnívoros, se han empleado las medidas de las superficies articulares proximales y distales de todos los huesos largos, definidas de manera que puedan tomarse incluso en epífisis que no estén perfectamente conservadas. Con el mismo fin se ha definido más de una variable para cada superficie articular. No se han considerado variables en la diáfisis por la escasez de huesos enteros.

Tabla V. Medidas empleadas por diversos autores para estimar el peso de Carnívoros fósiles.

Medidas empleadas	Referencia
<ul style="list-style-type: none"> • Húmero. Longitud, circunferencia de la diáfisis y área de la zona cortical. • Fémur. <i>Idem</i> y área de la superficie articular distal. 	Anyonge, 1993.
<ul style="list-style-type: none"> • Longitud del M1. • Longitud del cráneo. • Longitud desde la órbita al occipital. • Longitud de la cabeza más el cuerpo. 	Van Valkenburg, 1990.
<ul style="list-style-type: none"> • Area del M₁ 	Legendre & Roth, 1988.
<ul style="list-style-type: none"> • Húmero. Longitud y diámetro de la diáfisis. • Ulna. <i>Idem.</i> • "Metacarpo más largo". <i>Idem.</i> • Fémur. <i>Idem.</i> • Tibia. <i>Idem.</i> • "Metatarso más largo". <i>Idem.</i> 	<p>Gingerich, 1990.</p> <p>(Las ecuaciones incluyen carnívoros, pero están calculadas para todos los mamíferos).</p>

Todas las medidas han sido tomadas con un calibre digital Mitutoyo "Digimatic" cuyo error es de ± 0.01 mm, pero los datos se han redondeado a la décima de milímetro.

Los ejemplares medidos pertenecen a la colecciones osteológicas del Natural History Museum de Londres, la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma de Madrid y del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid. Siempre que ha sido posible se ha medido, al menos, el esqueleto de un ejemplar de cada sexo para cada especie, y se han considerado separadamente cuando la especie es dimórfica. En varios casos no se ha dispuesto de un ejemplar de cada sexo, en cuyo caso se ha medido, al menos, un ejemplar de sexo

conocido y uno o más individuos sin sexo conocido. Por último, en el caso de algunas especies no se dispuso de ningún ejemplar de sexo conocido, en cuyo caso se han medido dos o más ejemplares de sexo desconocido. Para los ejemplares de sexo desconocido se ha empleado el peso medio de la especie.

3.2.4.1.1. Rectas de regresión

El nombre de "regresión" proviene de un trabajo clásico de Sir Francis Galton en el que estudiaba la relación entre la estatura de los padres y la estatura de sus hijos (Campbell, 1994). El término "regresión" se debe a que la altura de los hijos era menor que la de los padres. Desde entonces, el modelo de regresión se ha empleado muy ampliamente, aunque no siempre de forma acertada, para describir la relación entre dos variables, y/o para estimar valores de una variable (llamada dependiente, y denotada por y) a partir de los valores de la otra variable (independiente ó x). Un tratamiento detallado del procedimiento puede encontrarse en Peña (1987) y Campbell (1994). El modelo supone que la variable y (en nuestro caso el logaritmo del peso) está determinada por una serie de factores, que pueden dividirse en dos grupos. El primero de ellos es la variable x (el ln de la dimensión que hayamos considerado) y el segundo el resto de factores, que se engloban bajo el nombre de "perturbación aleatoria". Además, el modelo asume las siguientes premisas (Snedecor y Cochran, 1964):

- 1) Para cada valor de x la variable y toma una serie de valores distribuidos normalmente, de los cuales tomamos una muestra discreta al azar.
- 2) La media de cada población de y para cada valor de x es μ . Estas medias se sitúan en una recta que viene dada por $\mu = \alpha + \beta (x - \bar{X})$, donde α y β son parámetros.
- 3) La desviación de cada población de y para cada valor de x en torno a su media es la misma.

El modelo tiene la siguiente estructura:

$$Y = \alpha + \beta X + \varepsilon.$$

Siendo ε el término que representa la perturbación aleatoria. ε tiene una distribución normal, centrada en 0 y con desviación típica $\sigma_{y,x}$.

Los estimadores de los parámetros α y β pueden calcularse mediante el criterio de mínimos cuadrados, que calcula la recta tal que los cuadrados de las distancia de los puntos observados a la recta sean mínimos. Así:

$$\alpha = \bar{Y}$$

$$\beta = \text{Cov}_{xy} / V_x$$

Donde Cov_{xy} es la covarianza, V_x la varianza de x e \bar{Y} la media de los valores de y .

Como se ha dicho más arriba, las rectas en este tipo de estudios se construyen transformando previamente las variables a logaritmos (en nuestro caso naturales o de base 10). Cuando se transforman los valores estimados de la variable dependiente a dimensiones lineales se debe tener en cuenta que esta transformación conlleva un error. Este error se debe a que el valor estimado es una media aritmética de valores logarítmicos, y al transformarla a unidades lineales se transforma en una media geométrica, de manera que los pesos obtenidos subestiman los reales (Smith, 1993a).

Para corregir este error, se debe aplicar a los valores estimados algún factor de corrección. Siguiendo a Smith (1993a; 1993b) se ha elegido el valor medio de dos factores: el RE y el SE.

- El factor de corrección SE. Distribuye el exceso de una observación proporcionalmente en las otras observaciones (Smith, 1993b). SE es la media de los residuos una vez transformados a unidades lineales.

$$SE = 1/n \sum \exp(\log r_i)$$

Si $SE = 1'085$, el factor de corrección a aplicar es del 8'5%. Este factor no debe emplearse cuando las varianzas de las variables son grandes. Por otra parte, Smith (1993a) recomienda desestimar el empleo de las ecuaciones para las que SE es mayor del 15-20%.

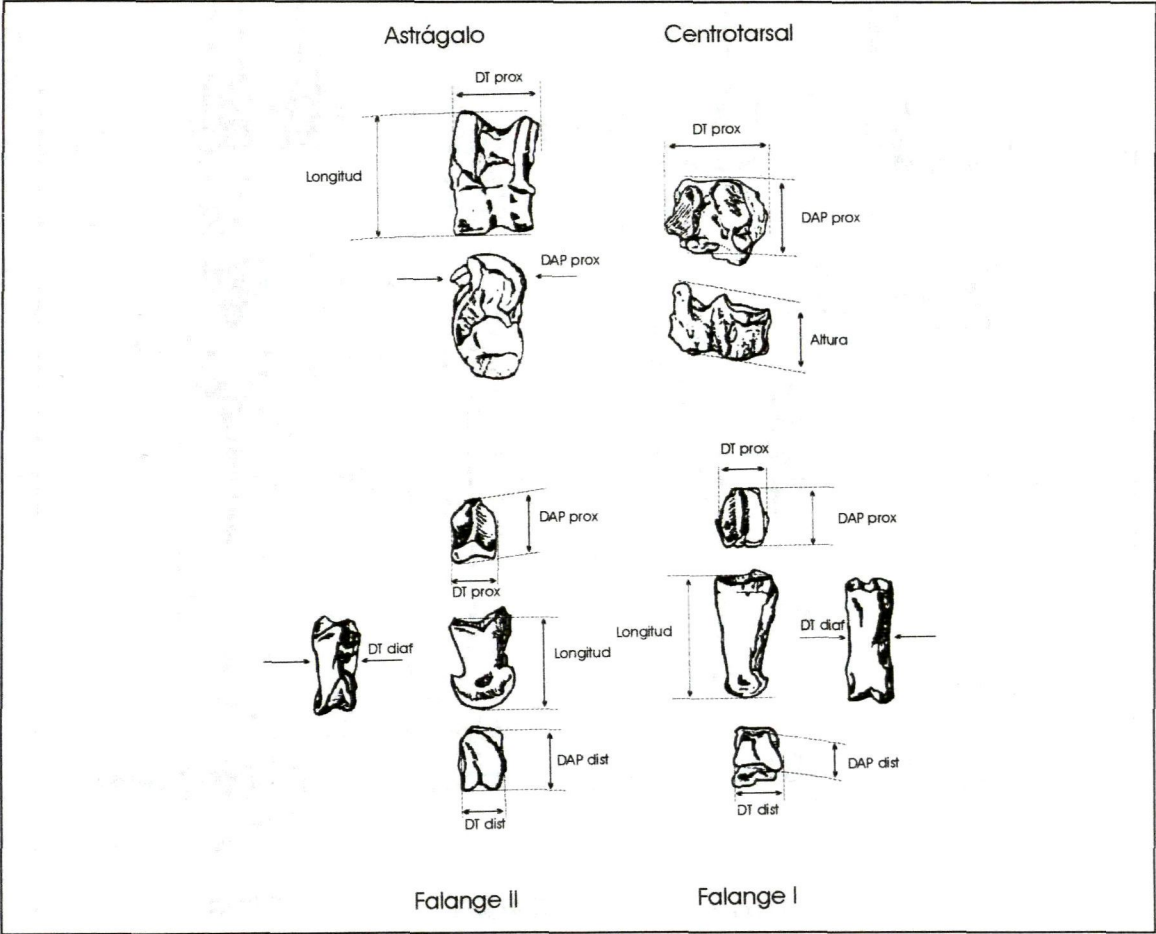


Figura 23. Variables empleadas para construir las rectas de regresión en Artiodáctilos.

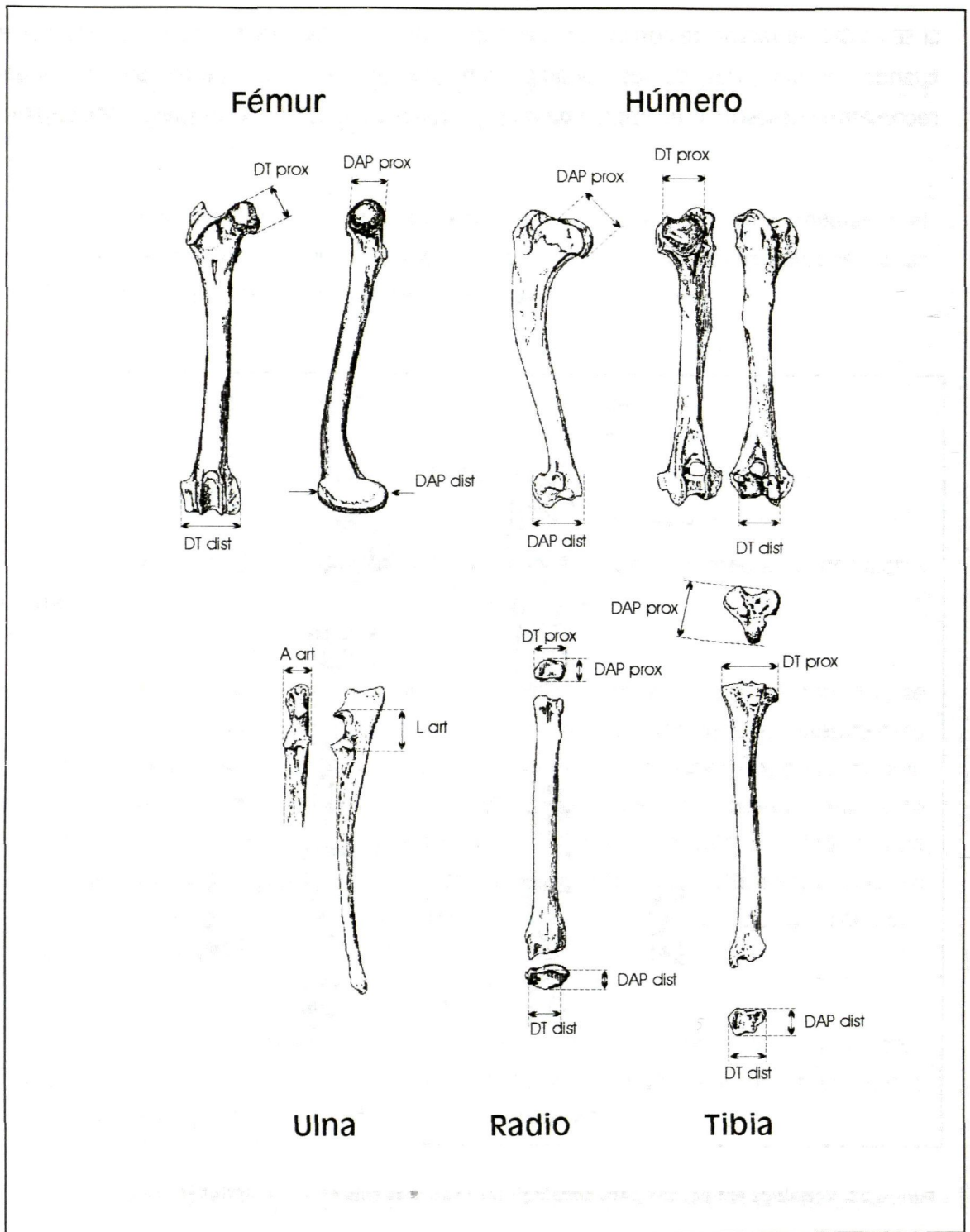


Figura 24. Variables empleadas para construir las rectas de regresión en Carnívoros.

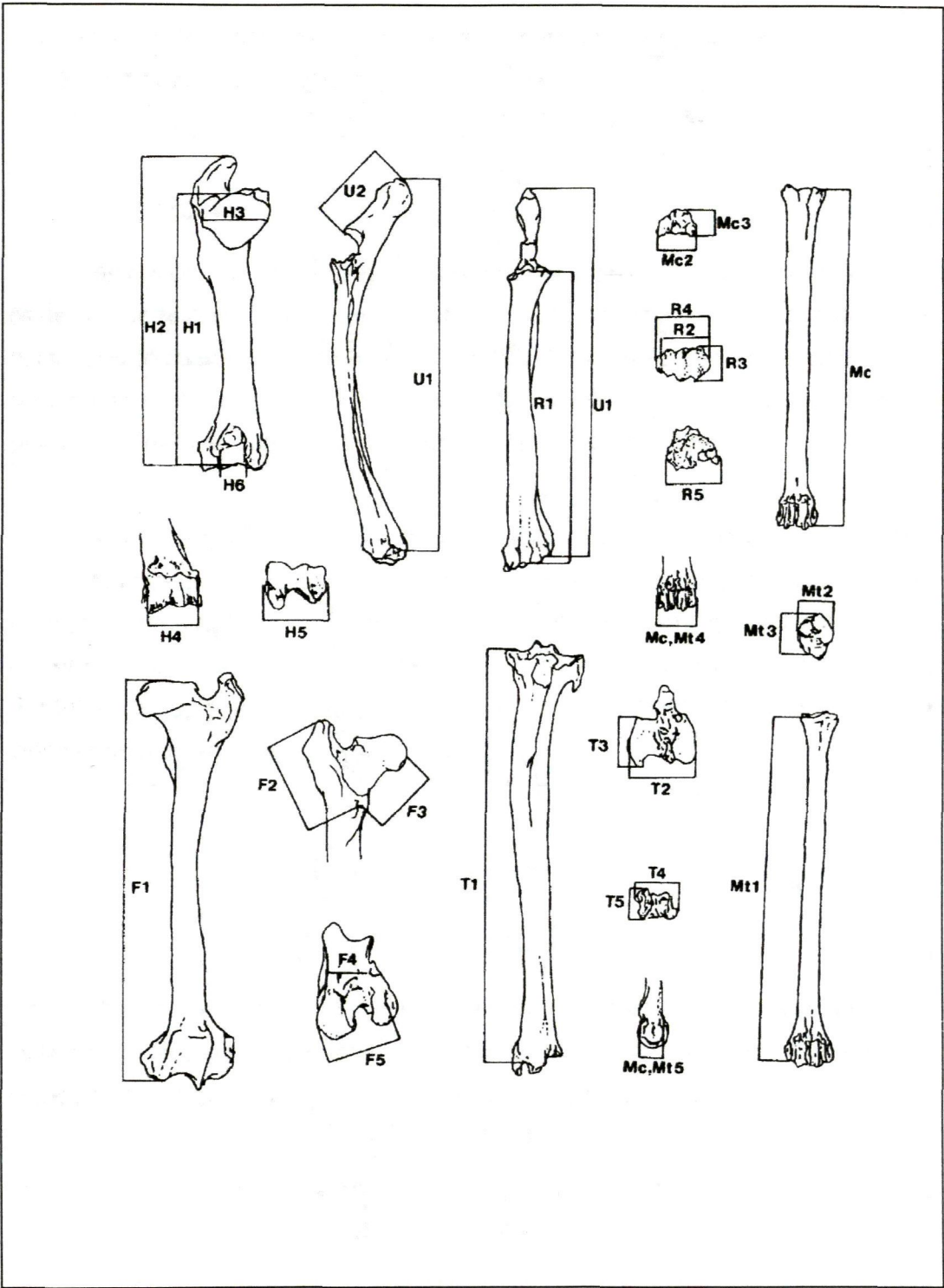


Figura 25. Medidas del postcraneal para estimar el peso de artiodáctilos según Scott (1983).

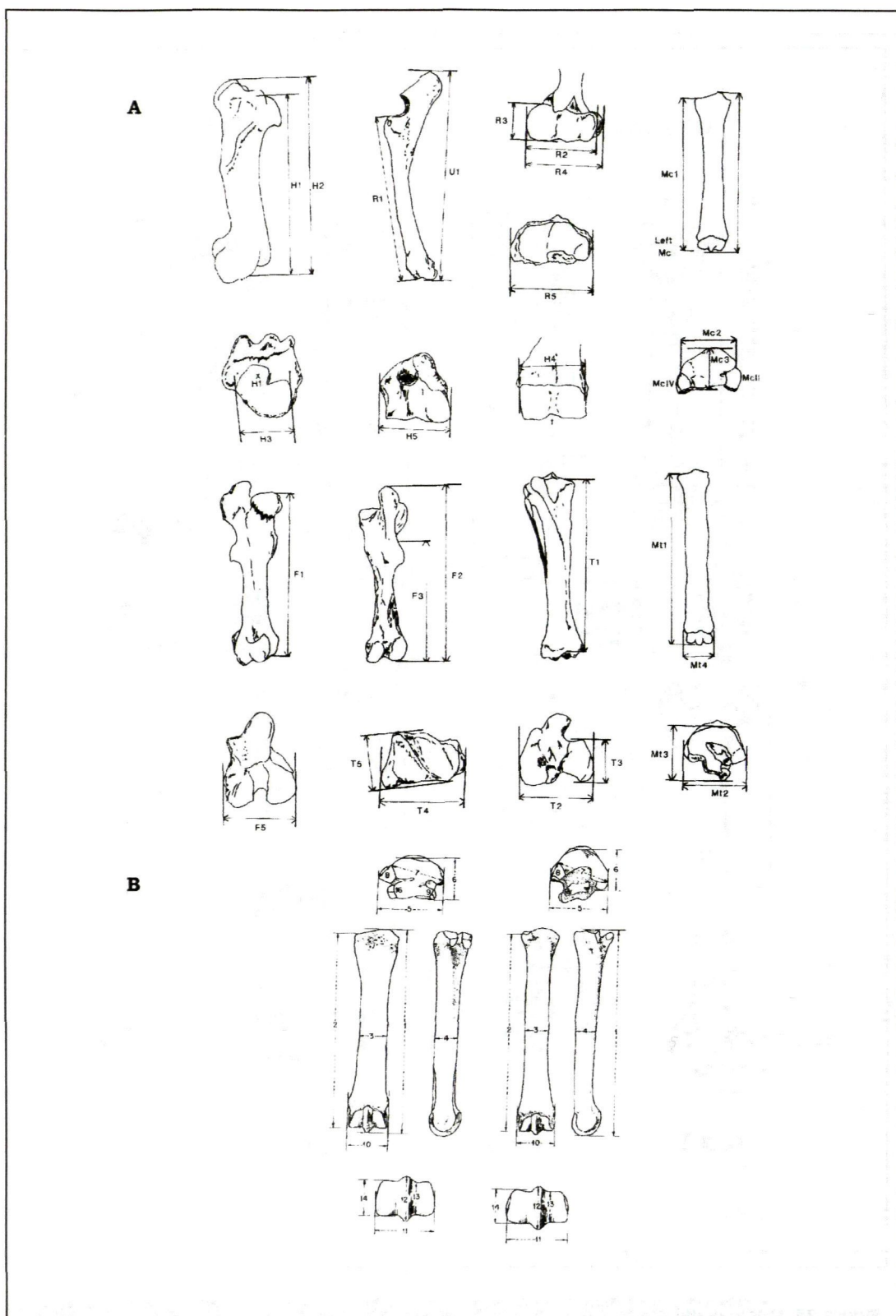


Figura 26. Variables del esqueleto postcraneal para estimar el peso de équidos. A) Según Scott (1990). B) Según Alberdi *et al.* (1996).

- El factor de corrección RE es el cociente entre la media aritmética de los datos de la variable dependiente (\bar{Y}) y la media aritmética de los valores estimados (\bar{Z}), ambos en unidades lineales.

$$RE = \bar{Y} / \bar{Z}$$

Este factor de corrección, a diferencia del anterior, puede ser menor que 1, es decir, puede corregir ecuaciones que sobreestiman el valor real. Este caso puede darse si no se cumplen las premisas del modelo. El factor RE compara el valor medio de los pesos observados con el valor medio de los pesos estimados, por tanto puede considerarse que indica si las estimaciones están sesgadas.

Por otra parte, la magnitud del error introducido en la transformación a unidades lineales no es igual para todos los valores de x , siendo mayor para los valores intermedios del rango de la variable independiente que para los valores extremos. Con el fin de contrarrestar este efecto se puede emplear un factor que modifique al factor de corrección para cada valor de x (Smith 1993a). Este factor (k) viene dado por la expresión:

$$k = \frac{(\log x_i - \log \bar{x})^2}{E(\log x_i - \log \bar{x})^2}$$

Donde x_i es el valor íesimo de los empleados para construir la recta y $\log \bar{x}$ es la media de estos valores en unidades logarítmicas. A continuación, obtenemos el factor de corrección para cada punto (FC) mediante la expresión:

$$FC = (\text{Factor de corrección general}) \times (1-k).$$

Es frecuente en muchos trabajos en los que se emplean rectas de regresión que el único índice que se utilice para indicar la "bondad del ajuste" sea el coeficiente de correlación de Pearson (r). Sin embargo, r es función del rango de valores de la variable independiente y de la pendiente de la recta de regresión. La

fórmula que relaciona el coeficiente de correlación (r_{xy}) con la pendiente (b_{xy}) y la varianza (S) de las variables es (Smith, 1984):

$$r_{xy} = b_{xy}(S_x/S_y)$$

Por esta razón es preferible emplear otros parámetros que reflejen la calidad de la regresión para estimar valores de la variable dependiente. Smith (1984) propone emplear el error típico porcentual de la estimación (%SEE) definido como:

$$\%SEE = \text{antilog}(2 + \log_{10}SEE) - 100$$

Como explica Smith (1984), esto consiste en sumar 2 si se trabaja con logaritmos decimales ($\log_{10}100=2$), al valor del error típico de la estimación, de forma que restando 100 al valor obtenido obtenemos el error típico expresado como porcentaje. Esto significa que si el %SEE es del 2%, el 68% de los casos caerán entre el +2% y -2% del valor estimado (asumiendo una distribución normal de los residuos). Esta interpretación del SEE como porcentaje sólo es aplicable cuando los datos están transformados a logaritmos.

Gingerich (1992) apunta que el rango de pesos que suele observarse en una especie es de x a $2x$, lo cual implica que el coeficiente de variación de la masa está en torno a 12.

$$12 = 100 \times 0.12 \text{ y } 0.12 = (\ln 2x - \ln x)/6 = \ln(2)/6 = 0.693/6.$$

Siendo 6 "el número de desviaciones típicas que absorben el 99% de la varianza" (Gingerich, 1992)

Esto implica también que una desviación típica de la masa es igual al 12% de la media de la muestra, y por tanto que el %SEE esperado para una sola especie será 12:

$$12 = 100 \times 1/101/6 \times \log 2/.$$

En general, y siendo n el número de veces que el peso de la especie más grande dobla al de la más pequeña, de las empleadas en la construcción de la recta, ($X_g = 2nX_p$). El %SEE esperado será:

$$\%SEE_{esp} = 1 - 10(n/6 \times \log 2) / \times 100$$

Por tanto, no hay razón para rechazar una recta sólo porque el %SEE sea mayor del 30%.

El porcentaje del error de predicción (%PE) es otro índice que no depende del rango de las variables ni de la pendiente de la recta. El %PE es definido por Smith (1984) como el resultado de convertir los valores estimados mediante la recta obtenida a unidades lineales y calcular la diferencia porcentual entre el valor observado y el estimado, mediante la recta, para cada punto. La media de los valores obtenidos puede usarse como indicador de la calidad de la recta para predecir valores de la variable independiente.

3.2.4.2. Métodos multivariantes empleados en paleoecología.

Comparar la estructura de las comunidades de mamíferos actuales entre sí y con asociaciones fósiles supone manejar grandes matrices de datos, con numerosos casos y múltiples variables. El único modo capaz de interpretar toda esta información es sintetizarla y ésto es precisamente lo que hacen los métodos de análisis multivariante. Este conjunto de técnicas puede emplearse para reducir la dimensión de nuestra matriz de datos, o dicho de otra manera, podemos pasar de tener decenas de variables que explorar a tener solamente 1 o muy pocas variables nuevas que definen un espacio n -dimensional en el cual se sitúan los casos originales. Estas nuevas variables pueden emplearse para representar los casos mediante gráficas bivariantes, haciendo nuestros datos mucho más fáciles de interpretar de lo que serían empleando métodos univariantes. Esta descripción corresponde a los métodos de ordenación, que tratan de reducir una matriz de distancias o similitudes original a una o unas pocas variables (v. g. análisis de componentes principales, escalamiento multidimensional, análisis

de correspondencias...). Un segundo conjunto de técnicas tratan de establecer grupos o "clusters" en los que incluir cada uno de los casos originales. Este último conjunto de métodos constituyen las técnicas de clasificación (v. g. análisis de cluster, análisis discriminante...).

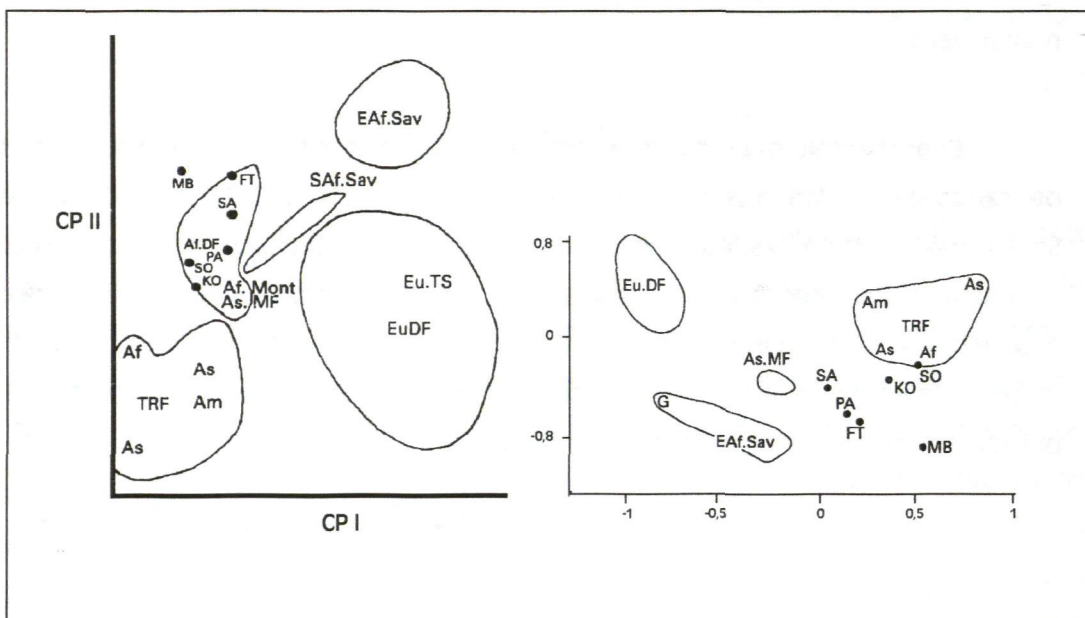


Figura 27. Análisis de coordenadas principales (derecha) y escalamiento multidimensional (izquierda), realizados por Andrews (1996) con frecuencias de ecotipos en comunidades actuales y fósiles. TRF: bosque tropical perennifolio (de América central = Am; sudeste asiático = As; y África = Af); Af.DF: bosque caducifolio africano; Af. Mont.: bosque de montaña africano; As. Mf: bosque subtropical asiático; SAf.Sav.: Sabanas sudafricanas; EAF.Sav: sabanas del este de África; G: Pradera Africana; Eu.DF: bosque caducifolio europeo; EU.TS: Tundra y estepas de Eurasia. SO: Songhor; KO: Koru; SA: Sansan; PA: Pasalar; MB: Maboko ; FT: Fort Ternan . (Tomado de Andrews, 1996).

El empleo de técnicas multivariantes ha proliferado en los últimos años, tanto en ecología como en paleoecología, especialmente gracias al desarrollo de la informática y los paquetes de software, (ver por ejemplo, Birks, 1985; Prentice, 1986; Digby & Kempton, 1987). La utilización de estas técnicas en estudios paleosinecológicos no está generalizada, pero se han empleado en algunos trabajos. De Bonis *et al* (1992) han empleado el análisis de correspondencias (Correspondence Analysis) para comparar la distribución de pesos de grandes

herbívoros del Mioceno de Grecia con faunas actuales, si bien no justifican por qué han elegido este método y no otro. El Análisis de Correspondencias es un método de reducción de dimensiones que usa combinaciones lineales de las variables originales. Las variables originales deben ser discretas, de forma que sus semejanzas/diferencias puedan expresarse como distancias χ^2 (James & McCulloch, 1990). En el caso del trabajo comentado las variables serían el número de especies en cada categoría de tamaño presentes en cada localidad. Una ventaja de este método es que permite representar gráficamente de forma simultánea la posición de los casos y de las variables en el espacio multidimensional (Birks, 1985).

Por su parte, Andrews ha empleado el análisis de Coordenadas Principales (Principal Coordinates), para analizar una matriz de datos de localidades (filas) por frecuencias de "ecotipos" (columnas), aunque según este autor estos análisis producen factores difíciles de interpretar (Andrews, 1995). En una reciente revisión de métodos empleados en paleoecología de mamíferos (Andrews, 1996) este autor compara los resultados de tres métodos de reducción de dimensiones aplicados a matrices como la anterior: Análisis de Cluster, Escalamiento Multidimensional y Coordenadas principales. Este último método es preferido al de Componentes Principales "...because correlations within the ecological data matrix are extremely weak" (Andrews, 1996, pag 285).

El análisis de cluster es un método de clasificación que agrupa n objetos en g grupos empleando una medida de distancia entre los objetos y un algoritmo de clasificación. Puede verse una discusión detallada de estos métodos en Digby & Kempton (1987) y Dillon & Goldstein (1984). En principio, el método resulta atractivo, ya que agrupar objetos es precisamente el objetivo que perseguimos cuando comparamos comunidades actuales y asociaciones fósiles. Sin embargo, el análisis y los resultados varían en función de cuáles sean el algoritmo y la distancia empleados. Además, este método es menos eficaz que el de Componentes Principales cuando los datos originales están correlacionados (James & McCulloch, 1990). A esto hay que añadir que el método "fuerza" a todos los casos a agruparse en algún cluster y que no es fácil interpretar cuáles son las variables que están determinando la agrupación, esto es, determinar en qué se

diferencian unos grupos de otros.

El Análisis de Coordenadas Principales (Principal Coordinates) es, en realidad, una generalización del Análisis de componentes Principales, que emplea distancias no euclídeas. El resultado depende de la distancia elegida y los nuevos ejes no puede interpretarse como combinaciones de las variables originales (James & McCulloch, 1990).

El Escalamiento Multidimensional (Multidimensional Scaling) es un método no paramétrico de ordenación que utiliza solamente información del rango de los objetos dentro de una ordenación, e intenta reproducir sus distancias en un espacio n -dimensional. No asume linealidad ni normalidad de las variables. Una de sus mayores limitaciones, que comparte con el análisis de Coordenadas Principales, es que las interpretaciones deben ser cualitativas y subjetivas, porque los nuevos ejes no son funciones de las variables originales y no pueden ser, por ello, interpretados en función de aquellas (James & McCulloch, 1990).

Un método multivariante poco empleado en ecología y paleoecología, pero potencialmente interesante para los fines que aquí perseguimos, es el Análisis Discriminante. Puede verse una descripción de este método en Dillon & Goldstein (1984). El Análisis Discriminante busca combinaciones lineales (Funciones discriminantes) de las variables originales que maximizan la separación entre grupos de objetos definidos a priori. Estas funciones discriminantes permiten luego asignar casos nuevos a alguno de los grupos predefinidos. El planteamiento es, indudablemente, muy atractivo. En nuestro caso podríamos dividir nuestras comunidades actuales (casos) en n grupos (biomas) y partir de una matriz de casos por variables ecológicas. Una vez halladas las funciones discriminantes podríamos utilizarlas para clasificar las asociaciones fósiles dentro de los grupos predefinidos. El problema es que este método asume normalidad y homocedasticidad de las variables originales. La homocedasticidad consiste en que las matrices de varianza-covarianza sean iguales en cada grupo. La normalidad puede conseguirse con transformaciones de las variables originales, pero la homocedasticidad es muy difícil de conseguir, aunque se empleen transformaciones. De hecho, ésta es probablemente la causa de que el método no se emplee con más frecuencia. Si se violan las premisas las funciones

discriminantes no pueden emplearse para clasificar nuevos casos, y no pasan de ser un método más de conseguir la reducción de dimensiones.

3.2.4.2.1. Análisis de Componentes Principales

El Análisis de Componentes Principales (PCA usando el acrónimo inglés) es un método de ordenación que procede hallando combinaciones lineales de las variables originales que retengan el máximo de varianza de los datos. Los componentes se extraen de forma que el primero de ellos retenga el máximo de la varianza. El siguiente componente es la combinación lineal de las variables, ortogonal al primer componente, que retiene el máximo de la varianza restante (Dillon & Goldstein, 1984), y así sucesivamente hasta extraer tantos componentes como variables había originalmente.

Podemos realizar un PCA empleando una matriz de covarianzas entre las variables originales o una matriz de correlaciones. En el primer caso todas las variables deben tener varianzas semejantes, pues en caso contrario los primeros componentes estarán dominados por estas variables. Esto puede expresarse diciendo que el PCA no es independiente de la escala (Dillon & Goldstein, 1984). Para evitar el problema que surge al emplear variables con diferentes unidades de medida y que por tanto tienen diferente varianza, las variables se Z-transforman a media 0 y varianza 1 mediante la expresión:

$$Z_j = (X_j - \bar{X}) / SD$$

Donde X_j es el valor original del caso j en la variable X , \bar{X} es la media de todos los valores de X , SD la desviación típica de X y Z_j el nuevo valor Z-transformado.

Ahora podemos calcular la matriz de correlaciones de estas variables, que utilizaremos en el PCA. Los autovalores (eigenvalues) de esta matriz constituyen una estima de la información retenida por cada uno de los componentes. Dividiendo el autovalor por el número total de variables originales obtenemos el porcentaje de la varianza retenida por ese componente.

Dijimos al principio que el número de componentes generados es igual al número de variables originales. Pero nuestro objetivo es reducir el número de variables, por lo que deberemos desechar algunos de ellos. Los componentes a desechar serán aquellos que expliquen porcentajes mínimos de la varianza, es decir los que tengan autovalores pequeños. Ahora bien, queda por determinar qué es un autovalor pequeño, o lo que es lo mismo, con cuántos componentes quedarnos. Para resolver esta cuestión se han propuesto varios criterios, ninguno de ellos universalmente aceptado. Puede verse una revisión de los más comunes de ellos en Dillon y Goldstein, (1984).

Un primer criterio que podemos citar es el de considerar únicamente los componentes cuyos eigenvalues sean estadísticamente diferentes de cero. Otro criterio, llamado de Kaiser en honor de quien lo propuso, consiste en tomar sólo los componentes con autovalores mayores que 1, esto es, aquellos que retienen al menos tanta varianza como una de las variables originales. Un método gráfico muy fácil de utilizar es el llamado "scree plot". Se trata de una gráfica en la que se representan en abscisas los componentes (1, 2, 3...) y en ordenadas su autovalor. El criterio consiste en considerar sólo los factores a la izquierda de aquél en el cual la gráfica cambia bruscamente de pendiente (ver figura 27). Más complejo es el método de Horn, que consiste en generar aleatoriamente matrices de datos de variables normales e independientes y realizar con ellas sendos PCAs. Tras ello se computan los autovalores medios obtenidos con los datos generados y se representan en un scree plot con los obtenidos con los datos originales. El criterio es retener los factores a la izquierda del punto donde ambas gráficas se cruzan.

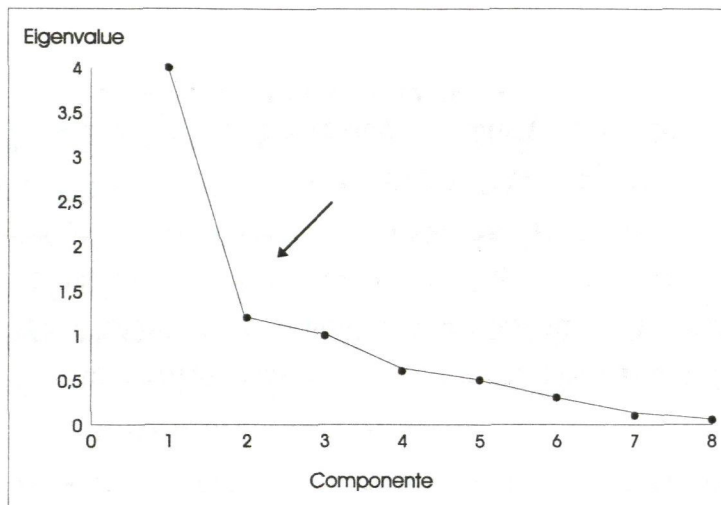


Figura 27. Scree plot de un PCA hipotético, En abscisas se representan los componentes y en ordenadas los autovalores. En este caso se extraerían solamente dos componentes, pues el brusco cambio de pendiente se produce en el componente 2.

Como se ha dicho más arriba, ninguno de estos criterios es aceptado por todos los expertos, y algunos de ellos son bastante complejos. Por esta razón, en la práctica, la decisión de cuántos componentes retener viene dictada fundamentalmente por la interpretabilidad de los resultados lo cual, es preciso admitirlo, nos acerca peligrosamente a caer en razonamientos circulares, como advierten atinadamente James y McCulloch (1990).

Una vez calculados los componentes y decidido con cuantos de ellos nos quedamos podemos emplearlos como variables y dibujar gráficos bivariantes de un componente frente a otro, estudiando la ordenación de los casos como haríamos con cualquier otro gráfico bivariante. Para interpretar estos componentes podemos hacer uso de los *Factor loadings* que no son si no las correlaciones de las variables originales con cada uno de los factores, y pueden por ello tomar valores positivos o negativos.

Para conseguir que los componentes sean más fáciles de interpretar pueden emplearse rotaciones de los ejes. Esta rotación puede ser ortogonal u oblicua. En el primer caso todos los ejes giran el mismo ángulo y siguen siendo ortogonales. En el segundo caso los ejes dejan de ser ortogonales. Con las rotaciones la posición de las variables en el espacio n-dimensional no varía, pero sí lo hacen sus proyecciones sobre los componentes, lo cual puede hacer que

estos sean más fácilmente interpretables; esto es "simplifican la estructura" (Dillon & Goldstein, 1984).

Las rotaciones ortogonales tienen propiedades interesantes. Los componentes rotados siguen siendo ortogonales; no alteran los valores de las communalidades (aunque la proporción de varianza de una variable concreta explicada por un factor concreto puede ser alterada); y el porcentaje de la varianza explicada por cada factor puede cambiar. (Dillon & Goldstein, 1984). El paquete estadístico SPSS permite realizar tres tipos de rotación ortogonal:

-Rotación varimax. Rota los componentes para que cada variable tenga "cargas" (loadings) altas en un solo componente y bajas en el resto. Simplifica la interpretación de los componentes.

-Rotación quartimax. Busca que cada variable tenga un factor loading alto sólo en un componente, generando pocos componentes en los que todas las variables tienen "cargas" altas. Minimiza el número de componentes y simplifica la interpretación de las variables.

-Rotación equimax. Es un procedimiento intermedio entre los dos precedentes que combina ambos criterios.

3.2.4.3. Comparación de medias, correlaciones y múltiples estimas de probabilidad.

En el apartado correspondiente, se ha estimado el peso de las especies fósiles presentes en los yacimientos de Atapuerca para cada uno de los niveles estudiados. En algunos casos se ha juzgado conveniente investigar si los pesos estimados son significativamente diferentes en niveles distintos. Para este fin se ha empleado el test de Mann-Whitney para comparación de las medias de dos muestras independientes (Campbell, 1994). Se ha elegido este método no paramétrico porque no exige normalidad, y solamente asume que ambas

poblaciones tienen la misma distribución.

Al analizar la estructura de las comunidades se ha investigado si existe alguna relación entre variables ecológicas y variables climáticas. Para contrastar la hipótesis de que dos variables están correlacionadas se ha empleado el coeficiente r de Pearson. Este coeficiente solamente permite contrastar la hipótesis de que entre las dos variables en cuestión existe una correlación lineal. Previamente, para verificar la no existencia de correlaciones no lineales, se ha realizado una inspección visual de los gráficos bivariantes de todas las variables cuya relación se ha estudiado,

El número de correlaciones estimadas en esta Tesis es ciertamente elevado. Esto nos conduce a otro problema, como es el de las múltiples estimas de probabilidad. Convencionalmente, se acepta que un test estadístico es significativo si la probabilidad de cometer el error de Tipo I (rechazar la hipótesis nula cuando ésta es cierta) es menor del 5% ($\alpha < 0,05$). Sin embargo, cuando realizamos una batería de tests o una tabla de correlaciones entre variables, como es el caso, se incrementa la probabilidad de que alguno de ellos resulte significativo por puro azar (ver Figura 28). Para resolver este problema se han propuesto dos soluciones: la corrección de Bonferroni y la corrección secuencial de Bonferroni (Rice, 1989). La corrección de Bonferroni consiste en calcular un nuevo α' , en función del número de estimas de probabilidad realizadas. El nuevo α' se obtiene dividiendo el α original (0,05) entre el número de tests realizados (n). Se consideran significativos los tests cuya probabilidad (P) sea menor que α' . Para aplicar la corrección secuencial debemos ordenar, de menor a mayor, las probabilidades obtenidas ($P_1, P_2 \dots P_n$). Si la menor de ellas (P_1) es menor que α/n (siendo $\alpha = 0,05$ y n el número de tests) se considera significativa, en caso contrario, ninguno de los tests es significativo. A continuación se compara el segundo test, rechazando la hipótesis nula si P_2 es menor que $\alpha/n-1$, y así sucesivamente.

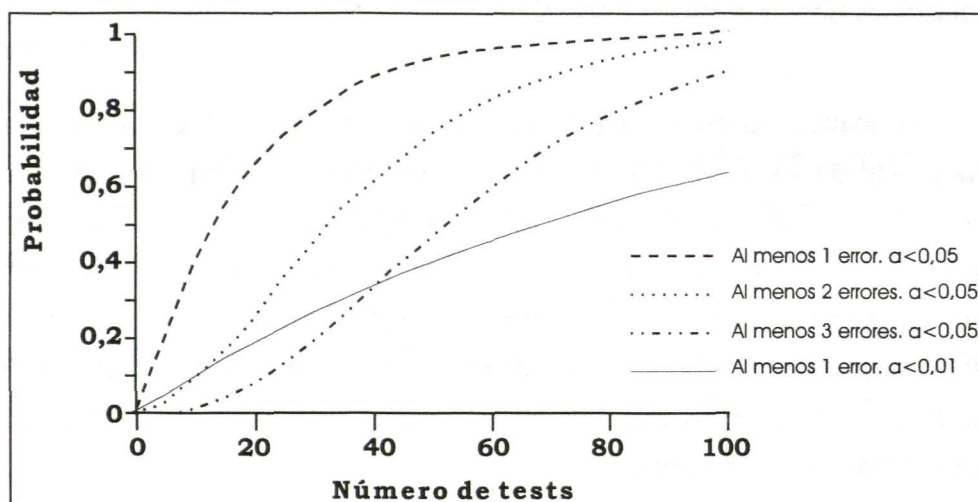
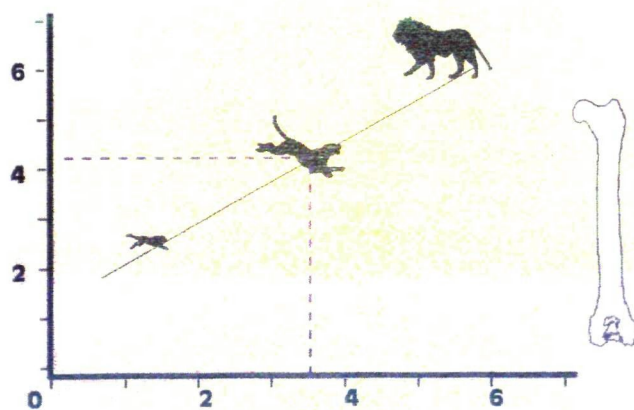


Figura 28. Probabilidad de cometer, al menos, uno, dos ó tres errores de tipo I en función del número de estimas de probabilidad. La probabilidad de cometer un error de tipo I viene dado por la fórmula $P = 1 - (1 - \alpha)^n$ donde α es el nivel de significación considerado, y n el número de tests realizados. Modificado de Chandler (1995).

Una cuestión bastante ambigua es cuántos tests deben incluirse en el ajuste. Llevando la situación al extremo deberían calcularse las correcciones incluyendo todos los tests de un artículo, o en nuestro caso de una Tesis. Esto conllevaría una tremenda pérdida de potencia en los tests, y nos conduciría a no poder rechazar prácticamente ninguna hipótesis nula. No olvidemos que siempre que se disminuye el error de tipo I se aumenta el de Tipo II (aceptar la hipótesis nula siendo falsa). Rice, (1989) y Chandler (1995) consideran las correcciones especialmente necesarias cuando se trata de un conjunto de tests que comparten una hipótesis nula, de forma que ésta sería rechazada si cualquiera de ellos diera significativo, o cuando se examina un conjunto de tests para detectar correlaciones. En la práctica, la decisión de cuántos tests deben incluirse en la corrección es bastante subjetiva.

En esta Tesis se ha optado por una solución menos conservadora, reduciendo el valor de α que se considera significativo desde el habitual 0,05 a 0,01. Como vemos en la figura 28 este proceder reduce considerablemente la probabilidad de cometer el error de Tipo I cuando se trabaja con múltiples estimas de probabilidad.

Estimación del peso de especies fósiles



4. Estimación del peso de especies fósiles.

4.1. Rectas de Regresión.

4.1.1. Carnívoros.

Se han empleado medidas tomadas en ejemplares de 46 especies de carnívoros, pertenecientes a 4 familias: Hiénidos, Cánidos, Félidos, y Mustélidos (ver Apéndice E).

Se ha calculado una recta de regresión para cada una de las familias de carnívoros consideradas (Canidae, Felidae, y Mustelidae), utilizando cada una de las variables descritas en el apartado de Métodos y una recta para todas las Familias, en la que también se ha incluido a los hiénidos.

Las rectas de regresión obtenidas para la estimación de pesos de carnívoros fósiles pueden verse en las Tablas I a VI del Apéndice C. Tanto en el caso de las rectas calculadas para félidos como para cánidos, el error típico porcentual (%SEE) y el error de predicción porcentual (%PE) son similares a los de las mejores rectas publicadas por otros autores. En particular, cabe destacar que los valores de ambos índices para algunas de las variables consideradas son similares, o incluso inferiores a los de rectas construidas con variables mucho más complejas, como el momento del área cortical del fémur (Anyonge, 1993), o que exigen disponer de cráneos o esqueletos completos (Van Valkenburg, 1990). Este es el caso del diámetro transversal proximal del fémur de cánidos, el de todas las variables del fémur de félidos, e incluso el de las variables del fémur de mustélidos.

Desgraciadamente, la deseable comparación de la calidad de estas rectas con la de las rectas publicadas por Legendre y Roth (1988) para el área del M_1 no es sencilla. Ello es debido a que estos autores solamente emplean como índice de la "bondad del ajuste" el coeficiente r , que como se ha dicho en el apartado de

métodos, no es un buen indicador de la calidad de la recta para interpolar valores. Por esta razón no debe considerarse significativo el hecho de que las rectas obtenidas para medidas del postcraneal tengan coeficientes de correlación inferiores a los de las rectas para el área del M_1 publicadas por dichos autores. A mayor abundancia, cabe destacar que los valores del %SEE y %PE de todas las rectas de variables del postcraneal (Tablas I a VI del Apéndice C) son inferiores a los de las rectas de la longitud del M_1 publicadas por Van Valkenburg (1990). Insistiendo en la poca fiabilidad del coeficiente r , puede verse en los datos del Apéndice C y en la Figura 29 la amplia variabilidad del %SEE y el %PE para valores altos del coeficiente de correlación (r) y que rectas con r bajos pueden tener valores del %PE y el %SEE igualmente bajos.

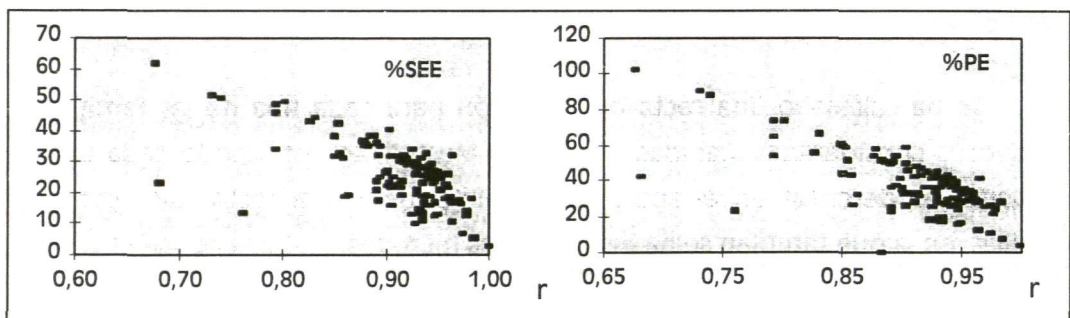


Figura 29 Relación entre el coeficiente de correlación y los dos índices empleados (%SEE y %PE) en las rectas construidas para estimar el peso de carnívoros. Nótese el amplio rango de valores que pueden tomar el %SEE y el %PE aunque el coeficiente de correlación sea elevado.

En las Tablas I a VI del Apéndice C figuran también rectas de regresión calculadas a partir de medidas de longitud, anchura y área del M_1 . Estas no fueron calculadas con el objetivo de ser empleadas para la estimación de pesos, pues para ello están disponibles los trabajos, sobre bases de datos mucho más extensas, de los autores arriba citados, sino con el fin de comparar los valores de los índices %RE y %SEE de las mismas, con los de rectas para variables postcraneales. Puede verse en las tablas del Apéndice C así como en las Figuras 30 y 31, que las rectas construidas a partir de las dimensiones del M_1 tienen una precisión inferior a la de las rectas de variables postcraneales, salvo en el caso de la familia Mustelidae, que merece ser tratado con detenimiento.

El error de predicción porcentual de las rectas para variables postcraneales de mustélidos es superior al de las rectas construidas para todos los carnívoros. Esto es especialmente acusado en algunos casos, como en el del diámetro anteroposterior proximal y el diámetro transversal distal del radio, o las variables del húmero y la ulna, aunque la diferencia es mucho menor en el caso de la tibia). Cuando se representan gráficamente los datos, puede observarse que las especies de la familia Lutrinae se sitúan siempre por encima y aislados del resto de los mustélidos (Figuras 32 y 33). En las representaciones gráficas puede verse también que las nutrias se sitúan en una recta de regresión diferente a la de los mustélidos no acuáticos. Estas rectas tienen unos valores de %SEE y %PE significativamente inferiores a los de la recta en la que se incluyen todos los mustélidos (ver Figuras 30 y 31). La interpretación, en términos morfológicos y funcionales, es que en la familia lutrinae los huesos de las extremidades son de menor tamaño (o, más exactamente, sus superficies articulares son menores) que en el resto de los mustélidos, lo cual estará probablemente relacionado con su adaptación a la vida acuática. Sin embargo, estas diferencias morfológicas no afectan a las dimensiones del M_1 , para las cuales el %PE, de la recta construida para todos los mustélidos, es similar al que se observa en el caso de los cánidos o los félidos), corroborando los resultados de otros estudios (Legendre & Roth, 1988; Van Valkenburg, 1990).

En los yacimientos de Atapuerca no se ha identificado, por el momento, la presencia de ninguna especie de la subfamilia Lutrinae. En el caso que esto fuera así se debería emplear las rectas específicas para esta familia, ya que la pertenencia o no de una especie de mustélido del Pleistoceno a la familia Lutrinae puede establecerse con seguridad. Sin embargo, si estas rectas se empleasen para estimar el peso de mustélidos más primitivos habría que tener en cuenta las consideraciones siguientes. Es preferible emplear variables postcraneales cuando se tiene seguridad de la asignación taxonómica de la especie, es decir: si se está seguro de que pertenece a la subfamilia Lutrinae debería usarse una recta para esta subfamilia, y si se está seguro de que no pertenece a ella, emplearse una recta para el resto de mustélidos. Sin embargo, si existen dudas acerca de su posición taxonómica, o su adaptación a un medio acuático o terrestre, sería preferible emplear rectas basadas en medidas dentarias.

Respecto a las otras dos Familias, cánidos y félidos, puede verse en las Figuras 30 y 31, que las variables postcraneales rinden mejores resultados cuando se pretende estimar el peso de una especie fósil que las dimensiones del M1, salvo en el caso de algunas variables concretas, como son el diámetro anteroposterior proximal de la tibia de félidos, o la longitud de la articulación de la ulna en cánidos. En cualquier caso, las rectas específicas para Familias concretas son siempre preferibles a las rectas construidas para unidades taxonómicas mayores, en nuestro caso el orden Carnívora. Cabe señalar también que, si se dispone de esqueletos completos, o se conocen diferentes elementos esqueléticos de una especie, es preferible emplear el fémur en el caso de los félidos, si bien en los cánidos hay variables en diferentes huesos cuyos %PE son similares.

Como ya se ha dicho, el uso de rectas para todos los carnívoros debe evitarse siempre que sea posible. Cuando sea necesario estimar el peso de un carnívoro que no pertenezca a ninguna de las familias para las cuales disponemos de rectas específicas la mejor solución sería, probablemente, la de aplicar una recta construida para otra familia con la cual mostrara convergencias en arquitectura corporal. Si esto no es posible, cabría entonces usar una recta para todos los carnívoros. En estos casos resulta particularmente acertada la recomendación de Van Valkenburg (1990) de contrastar los resultados del empleo de diferentes variables antes de enunciar conclusiones sobre el peso de la especie en cuestión.

Un caso en el que es necesario emplear rectas construidas para todos los carnívoros es el que nos encontramos cuando queremos estimar el peso de una especie de úrsido o hiénido. En ambos casos existe la posibilidad de construir una recta sólo para cada una de estas familias. Sin embargo, el número de especies vivas pertenecientes a ambas familias es escaso, y los pesos de las mismas bastante similares. Esto significa que las rectas tendrían pocos puntos, lo cual cuestiona su fiabilidad. La alternativa es utilizar la recta para todos los carnívoros, pero antes debemos comprobar su validez. Las hienas han sido incluidas en la construcción de las rectas generales, pero podría ser que algunas de las variables no fueran válidas para estimar su peso, a pesar de dar una correlación alta para todas las especies, dado que un mal ajuste de sólo tres puntos no afectaría mucho a las medidas de la bondad general del ajuste de la recta.

La Figura 34 representa la diferencia entre los pesos medios de las tres

especies de hiena y los pesos estimados mediante la recta de regresión para cada una de las variables consideradas. Tomadas en conjunto no hay grandes desviaciones, a excepción de la variable longitud de la articulación de la ulna (Uln L art). De la observación de la Figura 34 surge un patrón que nos permite identificar algunas medidas como mucho más adecuadas que otras. Entre aquellas se encontrarían los diámetros anteroposterior y transversal proximales del fémur y el húmero y el transversal distal del radio, mientras que las variables de la tibia tienden a subestimar el peso de la especie.

El caso de los osos es algo diferente, ya que ninguna especie de úrsido se ha incluido en la construcción de las rectas. Es probable que algunas de las variables empleadas se vean afectadas por algunos rasgos especiales del esqueleto de estas especies. Para contrastar esta posibilidad se han interpolado en las rectas de regresión los valores de las variables tomados de los esqueletos de dos ejemplares de *Ursus arctos*, pudiéndose comparar los resultados en la Figura 35. Algunas variables dan resultados marcadamente superiores o inferiores a la media de las estimaciones para cada uno de los dos individuos o, incluso, que quedan fuera del rango de tamaño de la especie. Este es el caso de la anchura de la articulación proximal de la tibia (Tib DTprox) o el diámetro transversal distal del fémur (Fem Dtdist), que nos están indicando que esta articulación es proporcionalmente más ancha en los úrsidos que en el resto de los carnívoros. Entre las medidas más precisas se encuentran los diámetros proximales del fémur y el húmero y la longitud de la articulación de la ulna.

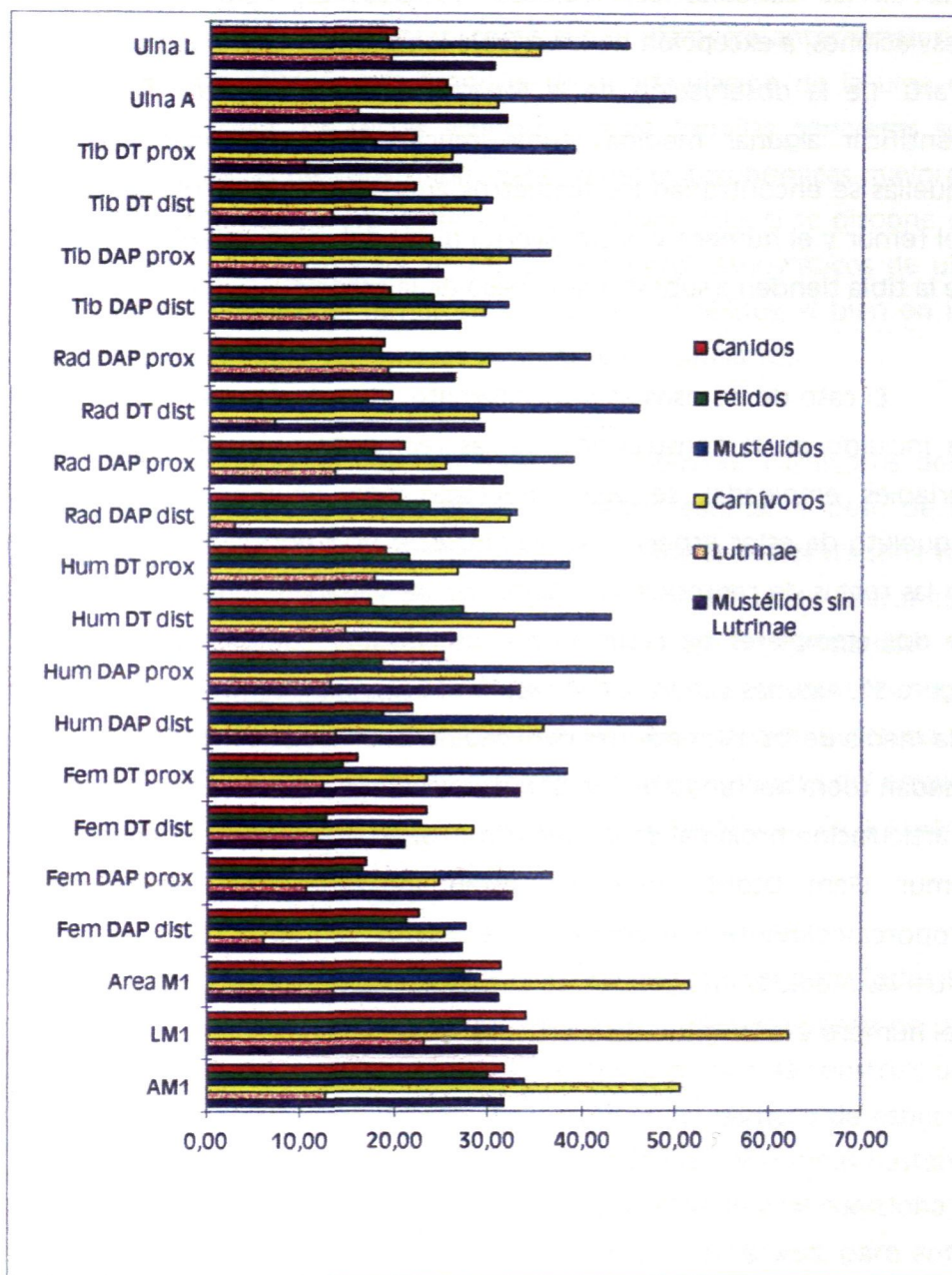


Figura 30. Valores del %PE de las rectas construidas para estimar el peso de carnívoros. Nótese que las rectas para variables postcraneales de mustélidos tienen valores especialmente altos. Para las abreviaturas de las medidas ver capítulo de métodos.

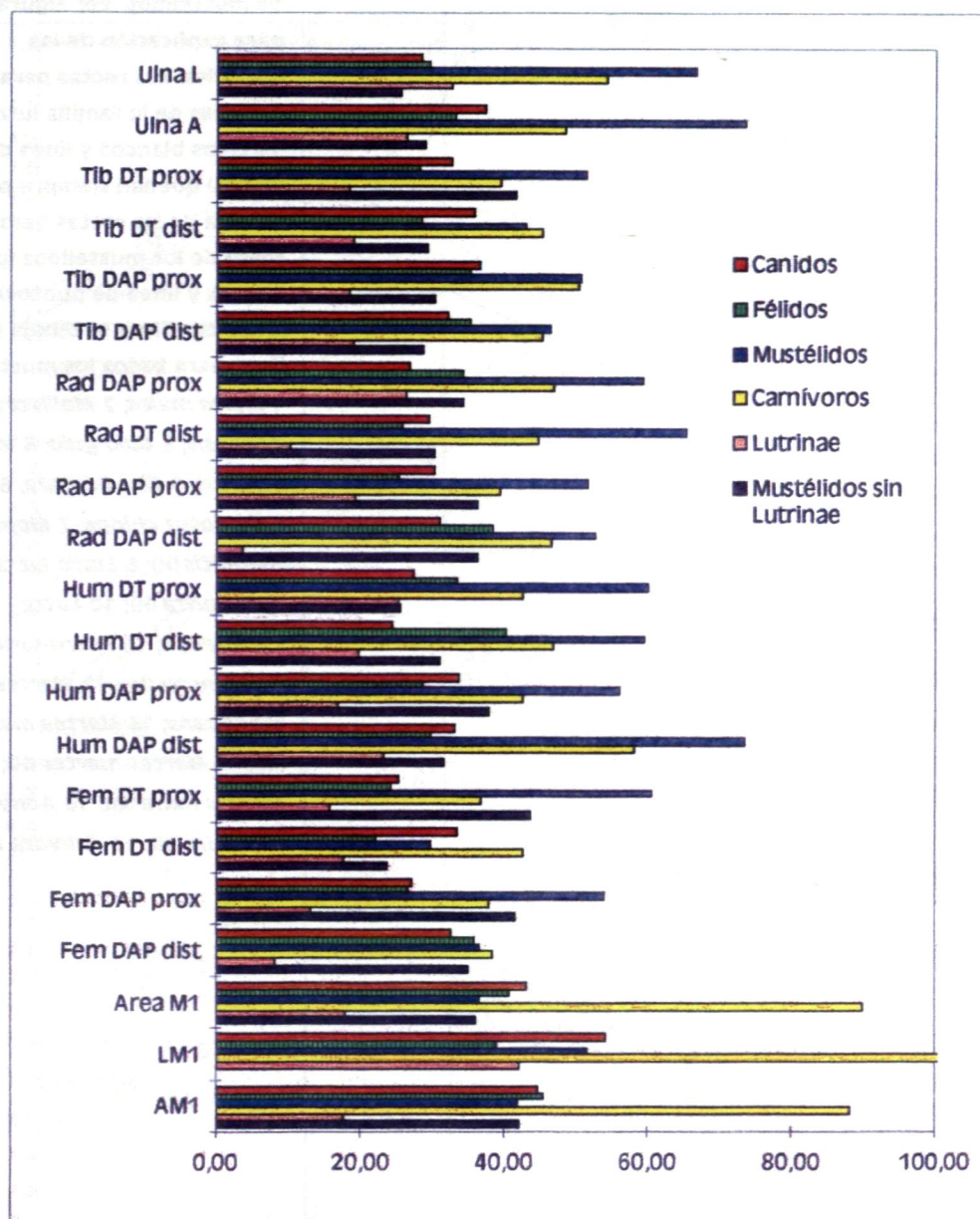


Figura 31 Valores del %SEE de las rectas para estimar el peso de carnívoros. Se observa la misma tendencia que en el caso del %SEE. Para las abreviaturas de las medidas ver capítulo de métodos.

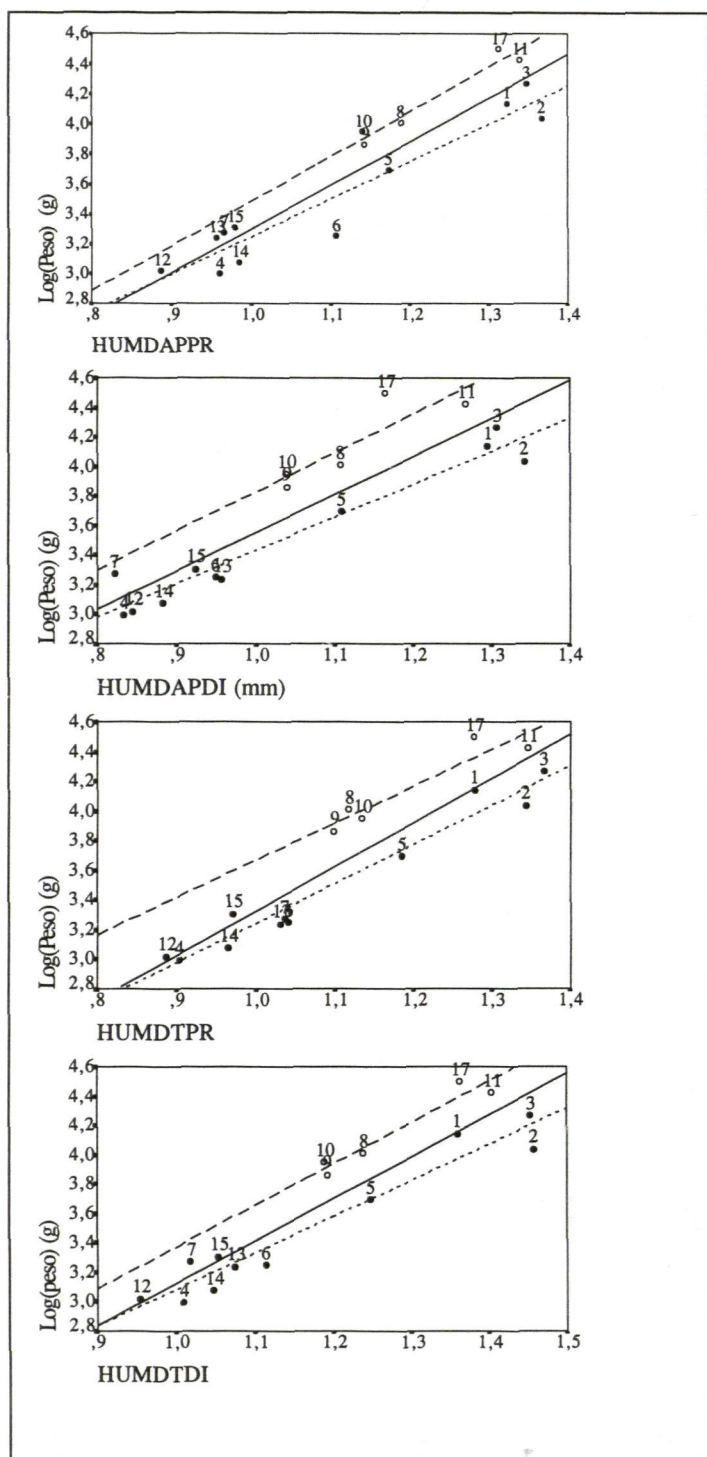


Figura 32. Rectas de regresión para las variables del número de mustélidos. Ver Figura 22 para explicación de las variables. Las rectas para las especies de la familia lutrinae (círculos blancos y línea de trazos) quedan siempre por encima de las rectas para el resto de los mustélidos (puntos negros y línea de puntos). Con trazo continuo se dibuja la línea para todos los mustélidos.

1 *Meles meles*; **2** *Mellivora capensis*; **3** *Gulo gulo*; **4** *Ictonix striatus*; **5** *Eira barbara*; **6** *Conepatus chinga*; **7** *Mephitis mephitis* (H); **8** *Lutra lutra* (M); **9** *Lutra lutra* (H); **10** *Lutra canadensis*; **11** *Pteronura brasiliensis* (M); **12** *Martes americana*; **13** *Martes martes* (M); **14** *Martes martes* (H); **15** *Martes foina* (M); **16** *Aonyx capensis* (M); **17** *Enhydra lutris*.

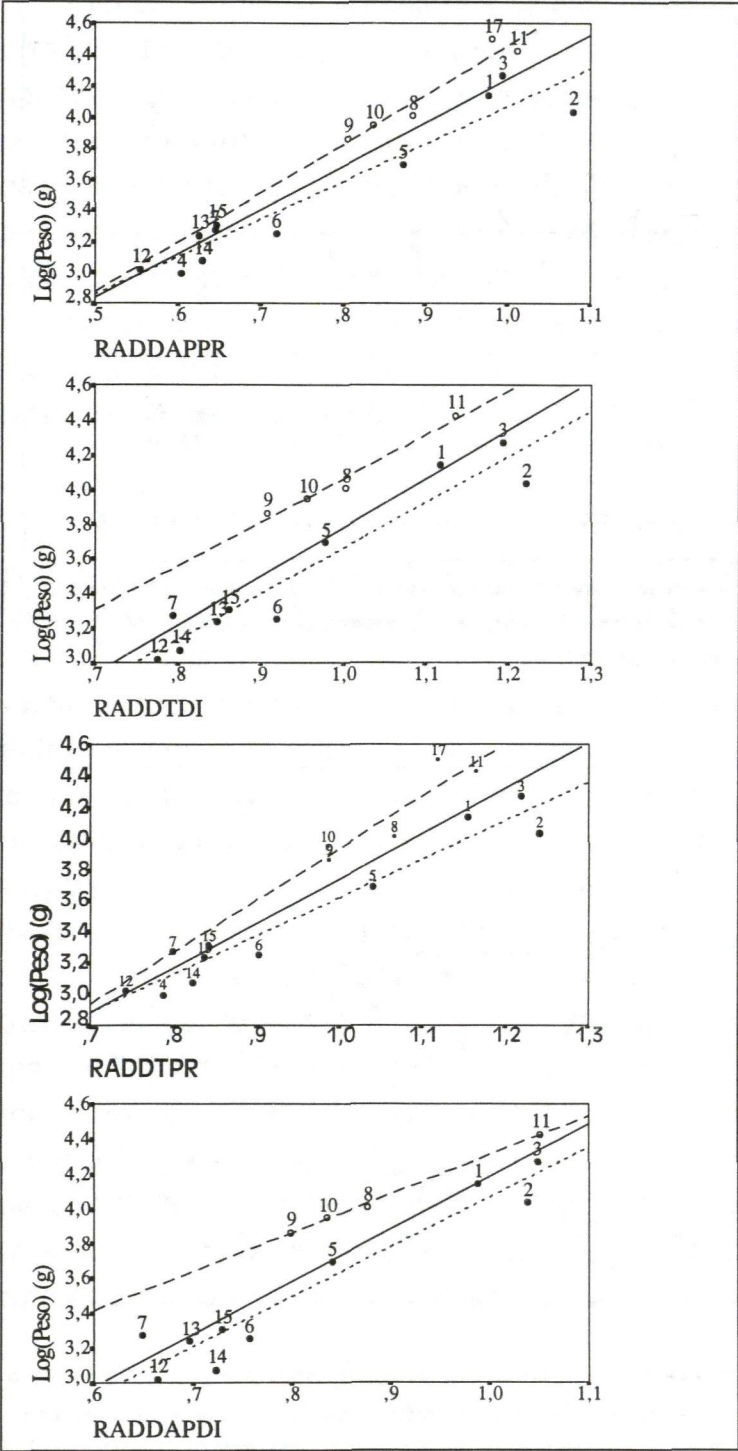


Figura 33. Rectas de regresión para las variables del radio de mustélidos. Para explicación de los códigos ver Figura 23 y 32

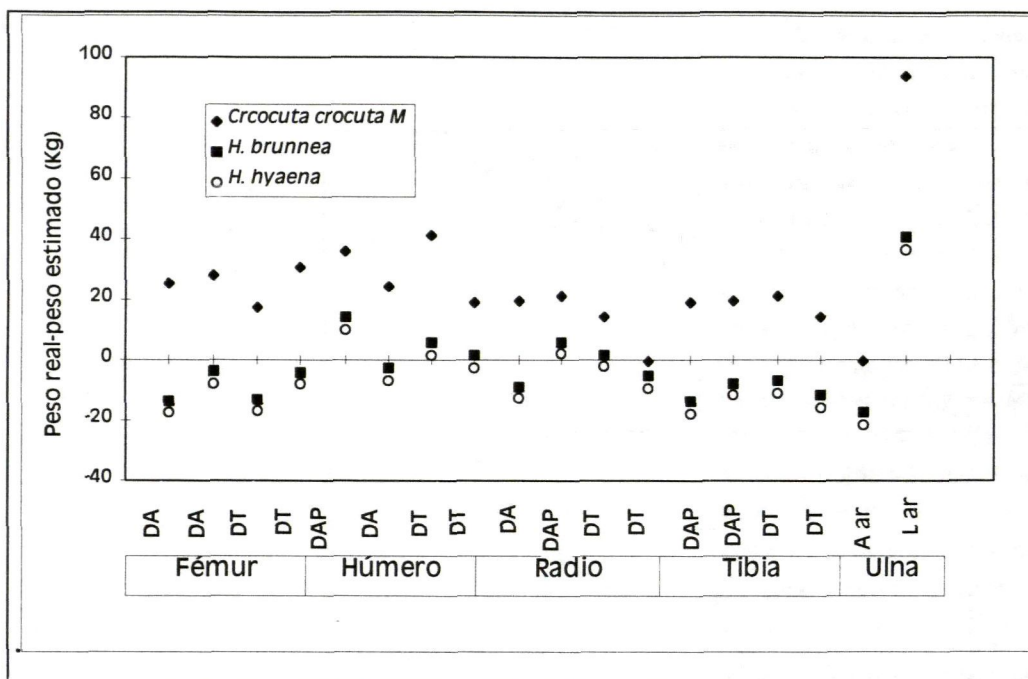


Figura 34. Diferencia entre los pesos medios de las tres especies actuales de hiénidos y los estimados mediante las rectas de regresión, empleando diferentes variables. Ver capítulo de Métodos para explicación de las variables.

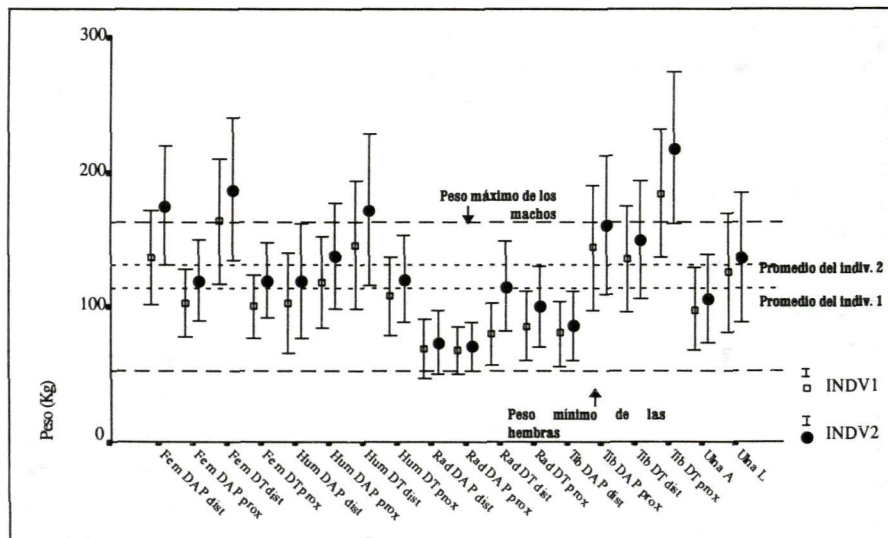


Figura 35. Peso estimado por interpolación en las rectas construidas con todos los carnívoros a partir de medidas de dos ejemplares de *Ursus arctos*. Las barras verticales indican los márgenes de error de la predicción (%PE) para cada medida. Se indican también el peso máximo de los machos y mínimo de las hembras de *Ursus arctos* de la Península (Clevenger y Purroy, 1991) y el promedio para cada uno de los individuos.

4.1.2. Artiodáctilos

En el caso de los Artiodáctilos se han calculado sólo rectas de regresión para cérvidos y bóvidos, considerando una muestra de 55 especies actuales (ver Apéndice E). A pesar de que las especies que encontramos en Atapuerca pertenecen solamente a las subfamilias Bovini, Ovibovini y Caprini, en la muestra de bóvidos actuales se han incluido especies de diferentes subfamilias, con el fin de tener representados un amplio rango de tamaños. No se han calculado rectas para el conjunto de ambas familias ya que todas las especies fósiles de Artiodáctilos presentes en el material de estudio pueden adscribirse con absoluta seguridad a una u otra familia. Estas rectas de regresión pueden verse en las tablas VII y VIII del Apéndice C.

En conjunto, los valores de %SEE y %PE de las rectas para los cérvidos son similares a los obtenidos por Scott (1990) usando variables del fémur, húmero, radio, ulna, tibia y metápodos y por Janis (1990) empleando variables dentarias y craneales (Tabla VII del Apéndice C y figuras 36 y 37). Los valores más altos de ambos índices, indicadores de que la variable considerada no es apropiada para estimar el peso, corresponden a las longitudes de las falanges. El hecho de que la longitud de los huesos de las extremidades de los Artiodáctilos muestra una baja correlación con el peso ya fue notado por Scott (1990). Esta autora observa que la longitud de los huesos largos, especialmente de los distales, varía en función del hábitat de la especie, lo cual puede explicar la baja correlación de estas variables con el peso de la especie. De todas las variables consideradas en el presente trabajo las que ofrecen mayor precisión, refiriéndonos siempre a los cérvidos, son el diámetro anteroposterior del centrotarsal (CENDAP), el diámetro transversal del astrágalo (ASTDT), y los diámetros transversales distales de la primera y segunda falanges posteriores (FIPDTDI y FIIPDTDI). Estas cuatro variables tienen valores del %SEE inferiores al 30% y %PE menores del 20%, es decir semejantes a las mejores variables postcraneales y dentarias publicadas por otros autores (Janis, 1990; Scott, 1990), incluyendo el área del M1.

En el caso de los bóvidos, los valores obtenidos del %SEE oscilan entre el 31% y el 97 %, aunque la mayoría se encuentran por debajo del 47% (ver Tabla VIII del Apéndice C y figuras 36 y 37). Las variables que resultan más apropiadas para la estimación de pesos, entre las estudiadas, son los diámetros transversales de las falanges, con valores de los índices %SEE y %PE similares a los obtenidos para los

cérvidos. Como en el caso de estos últimos, la longitud de las falanges de los bóvidos tiene una baja correlación con el peso. Llama la atención el hecho de que algunas de las variables del centrotarsal y del astrágalo muestran una correlación con el peso bastante peor que en el caso de los cérvidos. Esto podría ser debido en parte a que los Bovini tienen extremidades muy robustas, de manera que se apartan de la recta general de todos los bóvidos. Estas medidas son, en concreto el diámetro anteroposterior del centrotarsal y el transversal del astrágalo. En general, las ecuaciones obtenidas en el presente trabajo a partir de variables de los elementos distales de las extremidades muestran valores del %SEE y el %PE similares a los obtenidos para variables de los huesos largos (Scott, 1990) y de variables dentarias y craneales (Janis, 1990).

Tanto las pendientes como las constantes de las ecuaciones calculadas son similares para cérvidos y bóvidos, salvo en el caso de la longitud de las falanges (ver tablas VII y VIII del Apéndice C y Figura 38). La Figura 36 revela la causa de esta diferencia. Las dos especies de la subfamilia Muntiacinae incluidas en el análisis (*M. muntiac* y *M. reevesi*) se sitúan bastante alejadas de la recta definida por el resto de las especies de cérvidos. Esto puede ser debido a que estas especies de pequeño tamaño viven en bosques con denso sotobosque, y no están adaptadas a la carrera como el resto de los cérvidos. Esto explica que las ecuaciones calculadas para estimar el peso de cérvidos empleando la longitud de las falanges e incluyendo las especies de la Familia Muntiacinae (Tabla VI) sean menos precisas que las que se obtienen excluyendo a estas especies (Tabla VII del Apéndice C). Cuando se excluye a estas especies la recta resultante se asemeja mucho más a la de bóvidos. En el caso de las primeras falanges, tanto las pendientes como las constantes de estas nuevas rectas son casi idénticas a las de las rectas calculadas para los bóvidos. Sin embargo, las rectas para las segundas falanges tienen una pendiente muy similar a la de las rectas de los bóvidos, pero una constante menor. En términos de anatomía comparada, los Muntiacinae tienen falanges mucho más cortas de lo que correspondería a un cérvido de su tamaño. La relación entre la longitud de las primeras falanges y el peso medio de la especie es muy similar en cérvidos y bóvidos, con exponentes próximos a 4. Sin embargo, las segundas falanges de un cérvido son más largas que las de un bóvido de su mismo peso.

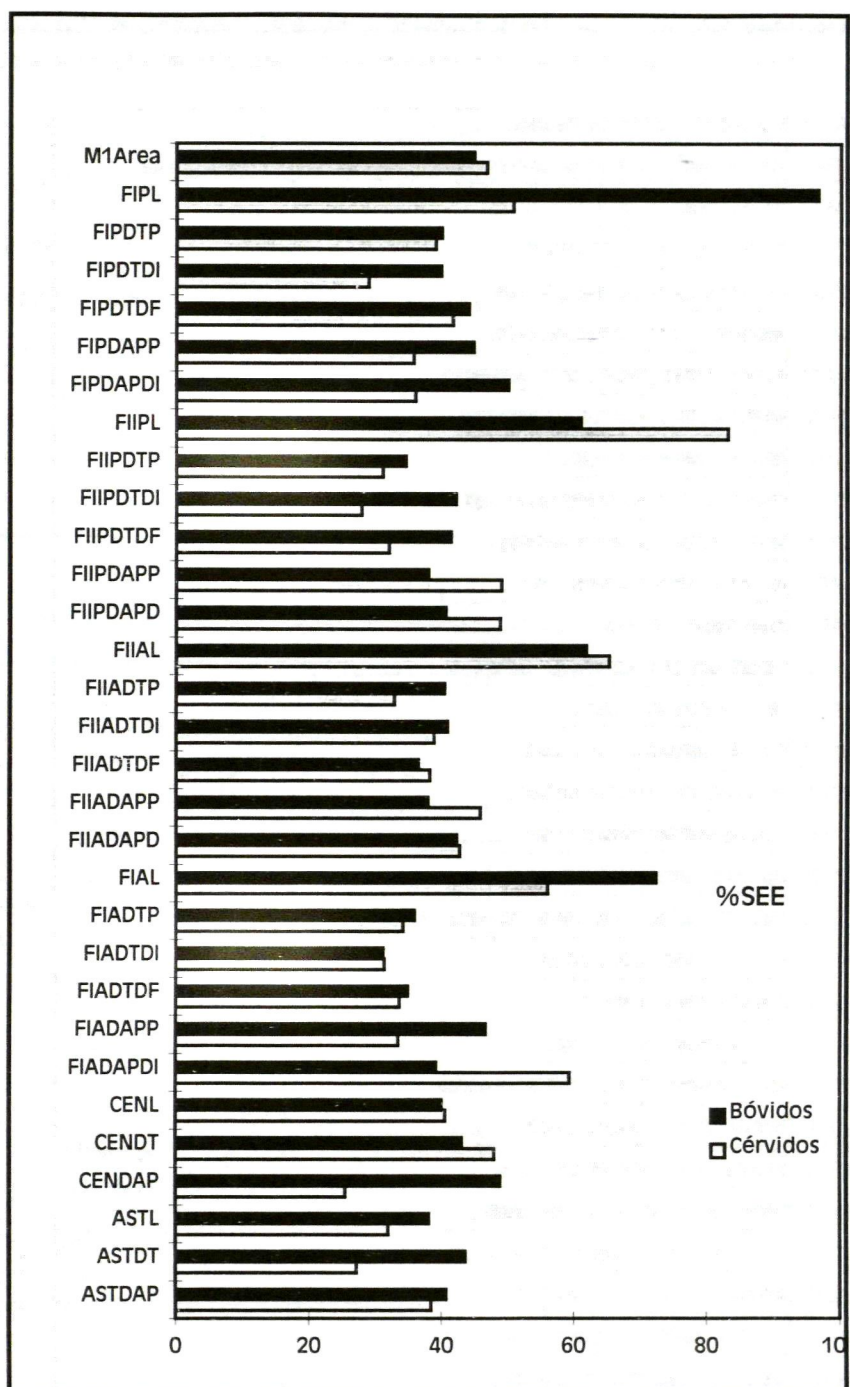


Figura 36. Valores del %SEE de las rectas para estimar el peso de cérvidos y bóvidos a partir de elementos distales del esqueleto apendicular. Ver capítulo de Métodos para explicación de las abreviaturas.

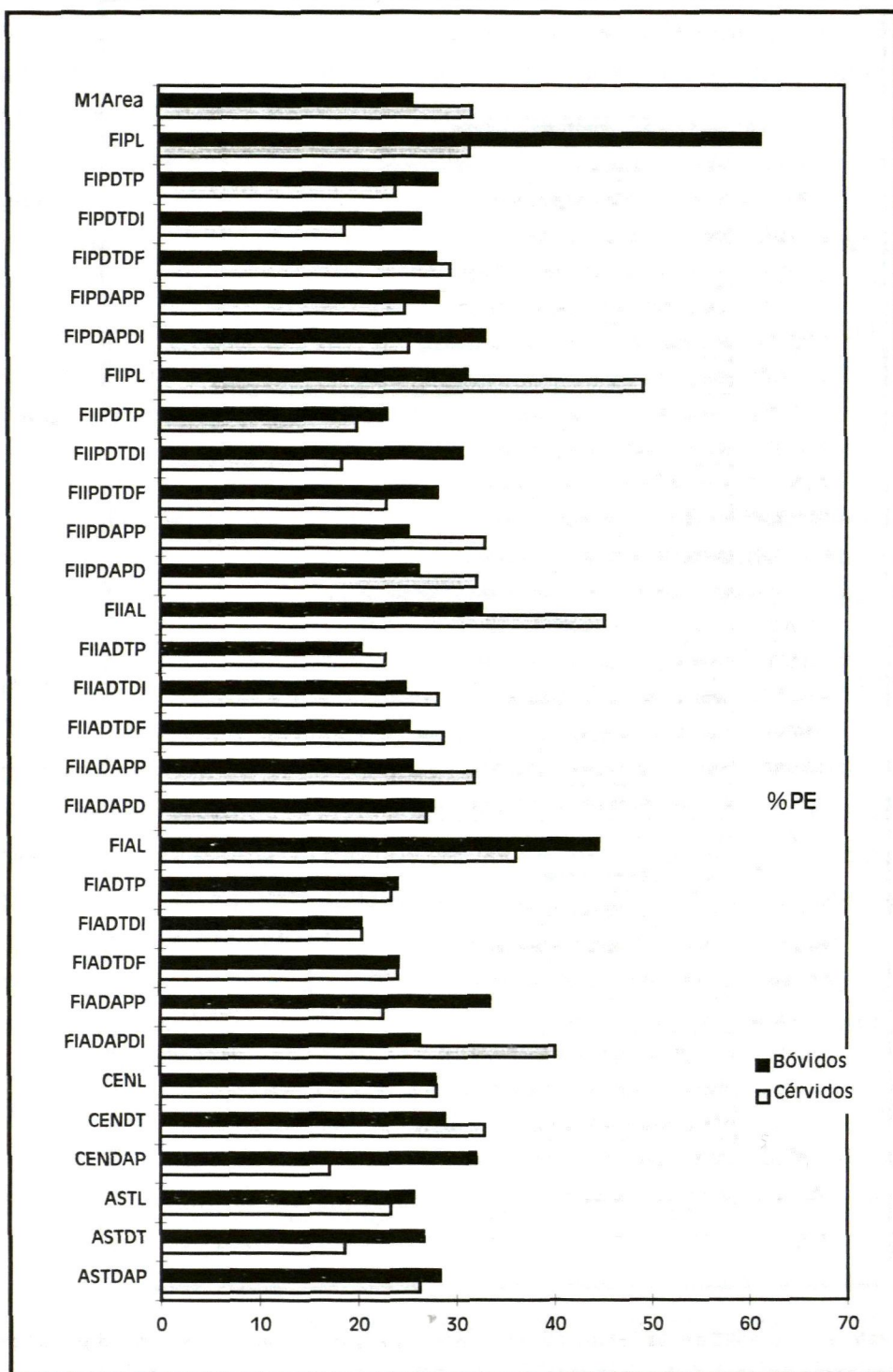


Figura 37. Valores del %PE de las rectas para estimar el peso de cérvidos y bóvidos a partir de elementos distales del esqueleto apendicular.

Tabla VI. Rectas de regresión del peso sobre la longitud de las falanges para cérvidos incluyendo a la familia Muntiacinae. Abreviaturas como en la Tabla I del Apéndice C.

	a	b	r^2	%SEE	%PE	SE	RE	N
FIAL	2,5835	0,6219	0,85	55,99	36,15	1,097	1,1505	18
FIIAL	2,6449	0,8587	82	65,08	45,22	1,1127	1,1796	17
FIPL	2,5258	0,9775	0,72	83,04	49,3	1,2093	1,1839	19
FIPL	2,8166	0,1777	0,87	50,69	31,54	1,027	1,1	19

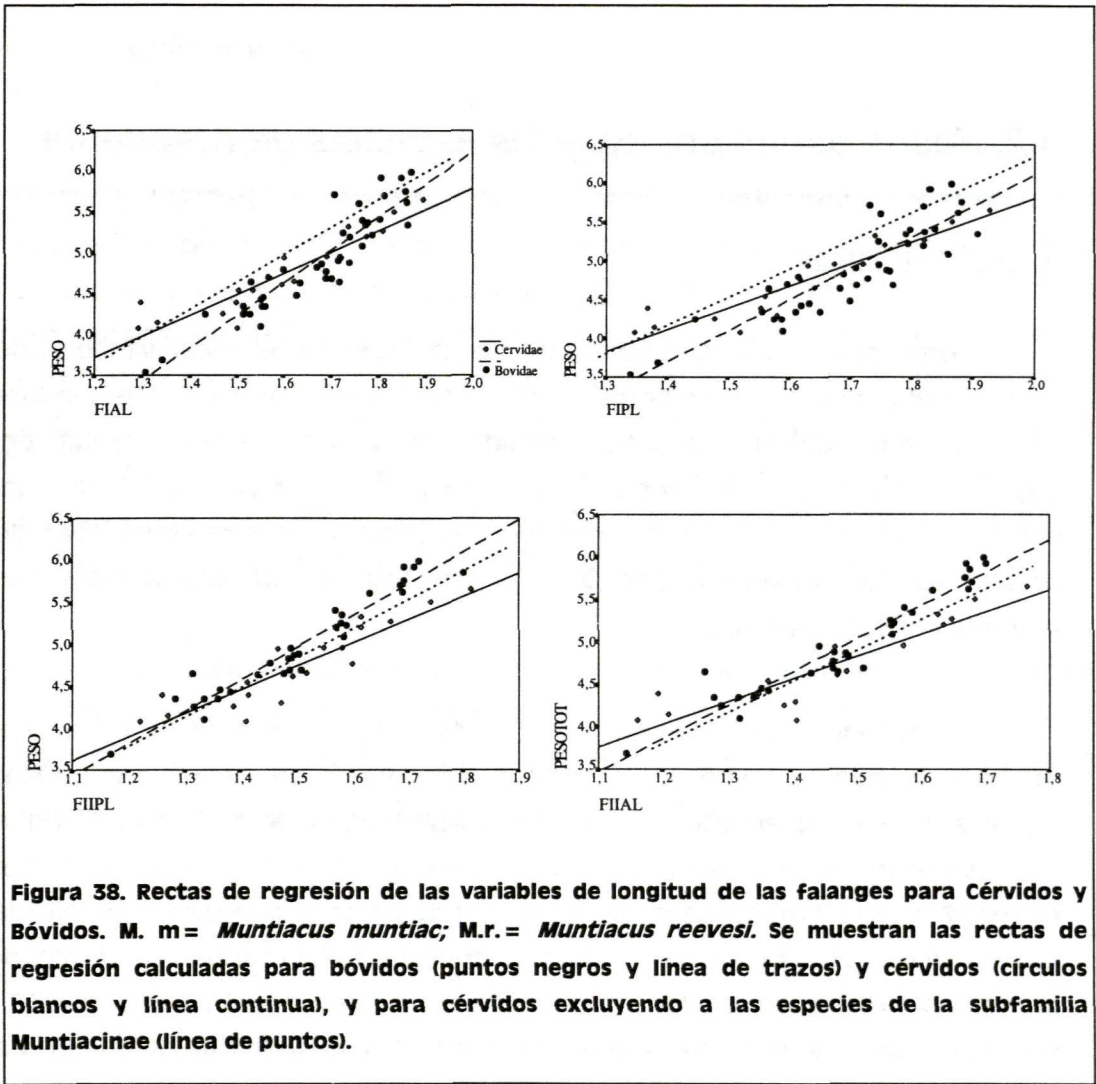


Figura 38. Rectas de regresión de las variables de longitud de las falanges para Cérvidos y Bóvidos. M. m= *Muntiacus muntiac*; M.r= *Muntiacus reevesi*. Se muestran las rectas de regresión calculadas para bóvidos (puntos negros y línea de trazos) y cérvidos (círculos blancos y línea continua), y para cérvidos excluyendo a las especies de la subfamilia Muntiacinae (línea de puntos).

De todo lo expuesto se desprende que las variables del esqueleto apendicular distal de los Artiodáctilos pueden ser válidas para estimar el peso medio de una especie. Algunas de estas variables pueden rendir incluso mejores resultados que determinadas variables de elementos proximales o craneodentales. En la práctica, lo ideal sería disponer de muestras de todos los elementos esqueléticos para poder elegir las diferentes variables que muestran mayor correlación con el peso, y cotejar los resultados obtenidos a partir de cada una de ellas. Cuando esto no es posible, como es el caso del material estudiado de Atapuerca, y es la situación común en la mayoría de los yacimientos, podemos obtener estimaciones a partir de los elementos de que se disponga.

4.2. Pesos estimados para las especies de Atapuerca.

4.2.1. Carnívoros

Como se ha dicho anteriormente, se ha preferido emplear variables del postcraneal para estimar los pesos de las especies fósiles. No obstante, también han sido empleadas las rectas de regresión para el área del M1 ofrecidas por Legendre (1989), con un doble objetivo: suplir la carencia de elementos postcraneales y contrastar las estimaciones realizadas a partir de las variables del postcraneal con las estimaciones a partir del área del M₁, una variable muy utilizada por otros autores.

En las Tablas que siguen figuran por este orden: las siglas de los ejemplares medidos, la medida empleada, su valor, o la media de sus valores y el tamaño muestral si procede, el peso estimado sin aplicar ningún factor de corrección, el peso estimado aplicando el factor de corrección SE, el peso estimado aplicando el factor RE, y la referencia de la fuente de donde procede la ecuación empleada. Cuando se habla de medias de las estimaciones éstas se han calculado obteniendo primero la media entre las dos correcciones para cada estimación (corrección SE y RE) y hallando luego la media de las estimaciones. Las medidas figuran en mm y el peso en Kg o g según se indique.

- Familia Canidae.

Existen, al menos, dos especies de cánidos identificadas en los yacimientos de Atapuerca: *Canis lupus* y *Cuon alpinus europaeus*. A esto hay que añadir la presencia en Gran Dolina de restos de una especie no identificada del género *Canis*, y de tamaño similar al de las dos especies citadas, y de restos postcraneales de un cánido de tamaño medio, material que se encuentra aun en estudio (García com. per.).

- *Canidae* indet

En los niveles inferiores de Gran Dolina, correspondientes al Pleistoceno Inferior, está presente una especie de cánido de tamaño mediano a grande, del que no se tienen restos de dentición. Entre los restos postcraneales de este cánido se encuentran una ulna procedente de TDW4 y un fémur y una tibia recuperados en TD6. Las estimaciones del peso a partir de estos restos pueden verse en la Tabla VII. Las estimaciones obtenidas a partir de la longitud de la articulación proximal de la ulna procedente de TDW4 difieren mucho entre sí y del resto de estimaciones. Esto pudiera deberse a que estamos considerando dos especies, o dos poblaciones con individuos de muy diferente tamaño, aunque lo reducido de las muestras hace difícil llegar a cualquier conclusión.

El promedio de las estimaciones obtenidas a partir de material procedente de TD6 es 18,4 Kg, es decir, próximo al del cuon actual, mientras que la ulna de TDW4B da un promedio de 11 Kg. A falta de otro criterio, serán estos los pesos que consideremos para los cánidos de estos niveles.

Tabla VII. Peso estimado para el cánido de la parte baja de Gran Dolina.

Ejemplares	Medidas empleadas	Media (n) (mm)	Peso estimado sin corregir (Kg)	Corrección SE	Corrección RE	Referencia
ATA91 TDWB3 G10 38	Aart	14,8	13,1	13,7	13,9	Apéndice C
	Lart	16,0	7,9	8,1	8,0	
ATA95 TD6 T42 I16 167	FemDTP	18,1	17,9	18,3	18,6	
	FemDAPP	18,4	18,8	19,2	19,5	
ATA95 TD6 T40-41 H16 202	TibDTD	21,2	16,1	16,8	16,7	
	TibDAPD	16,3	18,5	19,2	19,2	

• *Canis sp.*

Se han encontrado restos de cánidos de talla grande en varios niveles de Gran Dolina (ver Apéndice D), pero entre ellos solamente una mandíbula procedente de TD8 ha permitido una identificación a nivel de género (García com. per.). Por otra parte, ninguno de los elementos postcraneales recuperados en otros niveles permite una estimación del peso de estos cánidos. Por tanto, la única estimación para el peso de cánidos de tamaño grande atribuidos al género *Canis* de Gran Dolina es la que puede verse en la Tabla VIII.

Tabla VIII. Peso estimado para la especie *Canis sp.* del nivel TD8 de Gran Dolina.

Ejemplares	Medidas empleadas	Media (n) (mm)	Peso estimado sin corregir (Kg)	Corrección SE	Corrección RE	Referencia
ATA94 TD8 I16 1	Area M1	169,68	16,6	-	-	Legendre, (1989)

• *Canis lupus.*

La estimación del peso de los lobos de Galería se basa únicamente en un M₁ procedente de la unidad GIII.

Tabla IX. Peso estimado para *Canis lupus* de Galería.

Ejemplares	Medidas empleadas	Media (n) (mm)	Peso estimado sin corregir (Kg)	Corrección SE	Corrección RE	Referencia
ATA88 TG10A G16/60	Area del M1	247.7	28.8	-	-	Legendre (1989)

• *Cuon alpinus europaeus*

El peso de esta especie se ha estimado a partir de un M₁ procedente de la Unidad GIII y otra pieza sin procedencia estratigráfica clara. Aunque siempre se ha tratado de evitar el empleo de ejemplares de los que no se sabe con precisión su procedencia, se ha optado en esta ocasión por incluir esta pieza debido a la escasez de restos de este cánido y al relativamente corto periodo de tiempo que abarca la secuencia de Galería.

Tabla X. Estimaciones del peso de *Cuon alpinus europaeus* de Galería.

Ejemplares	Medidas empleadas	Media (n) (mm)	Peso estimado sin corregir (Kg)	Corrección SE	Corrección RE	Referencia
ATA89 GSU12 F16/1 ATA90 TG	Area del M1	214,8 (2)	23.4	-	-	Legendre (1989)

• Canidae indet.

Los restos postcraneales de Cánidos grandes son relativamente abundantes en Galería, en comparación con el resto de carnívoros. Sin embargo, Cervera *et al.* (e. p.) manifiestan la imposibilidad de su identificación específica, ya que el esqueleto postcraneal de *Canis lupus* y *Cuon alpinus* es morfológica y métricamente muy similar. Estos autores señalan también que el lobo de Galería debía tener un tamaño menor que el lobo actual, mientras que el cuon de Atapuerca sería mayor que la especie actual. Se ha estimado el peso medio de las especies representadas por estos restos postcraneales, con el fin de compararlos con las estimaciones para *Cuon alpinus europaeus* y *Canis lupus* realizadas a partir del área del M₁.

Las variables "Rad DAP dist" y "Rad DT dis" tienen valores %SEE y del %PE relativamente elevados (ver Tabla I del Apéndice C y figuras 30 y 31), lo cual explica probablemente la gran diferencia que existe entre las estimaciones obtenidas empleando estas dos variables medidas en un mismo hueso.

Tabla XI. Pesos estimados a partir de los restos postcraneales de cánidos de Galería.

Ejemplares	Medidas empleadas	Media (n) (mm)	Peso estimado sin corregir (Kg)	Corrección SE	Corrección RE	Referencia
ATA85 GSU11AG19	Tib DAPD	19.4	28.5	29.6	29.7	Apéndice C
	Tib DTD	27.3	31.0	32.6	32.3	
ATA88 TG10A G16/49	UlnaLart	21.9	18.0	18.6	18.3	
	UlnaAart	18.7	21.6	22.7	23.0	
ATA94 TG10C F16/ 152	Rad DAPD	8.9	33.1	34.2	34.4	
	Rad DTD	16.5	15.0	15.4	15.6	

El peso de los lobos actuales, según Mech (1974), oscila entre 18 y 55 Kg para las hembras y entre 20 y 80 Kg para los machos, dependiendo de la subespecie de la que se trate. El peso del cánido actual varía entre 10 y 13 Kg para las hembras y 15 a 20 Kg para los machos (Cohen, 1978). Los pesos estimados para las especies de Galería a partir del área de M_1 son de unos 29 Kg para el lobo y de unos 23 Kg para el cánido. Las estimaciones a partir de variables postcraneales se mueven también en este rango. Concretamente, el fragmento de tibia distal ATA85 GSU11AG19 se aproxima más al peso estimado para el lobo, mientras que las estimaciones a partir de la ulna siglada ATA88 TG10A G16/49 se asemejan más a los pesos estimados para el cánido.

La especie identificada en Gran Dolina TD8 como *Canis* sp. era probablemente de tamaño bastante menor que las especies de Galería.

• *Vulpes vulpes*

El peso de *Vulpes vulpes* se ha estimado a partir de un fragmento proximal de tibia y del área de un M_1 (ver tabla XII). La tibia produce estimaciones ligeramente superiores a la que se obtiene del área del M_1 , y en todo caso superiores al peso del zorro actual de la Península, que es de unos 5 Kg (Vericad, 1970), aunque otras subespecies pueden alcanzar los 10 Kg (Zimen, 1988). El promedio de estas tres estimaciones es 6,7 Kg. Dado que los valores del %SEE y %PE de las medidas de la tibia empleadas no son especialmente bajas (ver Tabla I del Apéndice C), optaremos por la decisión más conservadora y utilizaremos el promedio de las tres estimaciones.

Tabla XII. Estimaciones del peso de *Vulpes vulpes* de Galería.

Ejemplares	Medidas empleadas	Media (n) (mm)	Peso estimado sin corregir (Kg)	Corrección SE	Corrección RE	Referencia
ATA85 GSU11A E 17/ 26	Tib DT prox	23.5	7.1	7.4	7.3	Apéndice C
	Tib DAP prox	25.0	7.4	7.8	7.8	
ATA89 GSU12 G22/35	Area M1	82.9(4)	5.8	-	-	Legendre. 1989

● Familia Felidae

• *Panthera sp.* de TDW4.

El peso de esta especie de gran félido se ha estimado a partir de un fragmento proximal y otro distal de tibia, procedentes ambos del nivel TDW4 (ver Tabla XIII). Los valores del %SEE y %PE (ver Tabla I, Apéndice C) indican que el diámetro transversal proximal y distal de la tibia (TibDTP y TibDTD) son mejores estimadores del peso en félidos que los diámetros anteroposteriores (TibDAPP y TibDAPD). Sin embargo las cuatro estimaciones son bastante similares, por lo cual tomaremos el promedio de las cuatro (148 Kg).

Tabla XIII. Peso estimado para *Panthera* sp de la parte baja de Gran Dolina.

Ejemplares	Medidas empleadas	Media (n) (mm)	Peso estimado sin corregir (Kg)	Corrección SE	Corrección RE	Referencia
ATA90 TDW4 E9 12 n12	TibDTP	65,5	129,5	133,7	129,7	Apéndice C
	TibDAPP	70,9	163,2	169,9	162,6	
ATA90 TDW4 F8 11	TibDTD	52,1	146,3	151,1	150,0	
	TibDAPD	32,8	142,1	148,9	142,8	

• *Panthera leo*

El peso de *Panthera leo* se ha estimado a partir del área del M₁ de una mandíbula procedente del nivel GIII. El peso estimado, 156 Kg, es semejante al calculado para la especie del género *Panthera* presente en Gran Dolina, y algo inferior al de *Panthera leo* actual (ver Apéndice E).

Tabla XIV. Peso estimado para *Panthera leo* de Galería

Ejemplares	Medidas empleadas	Media (n) (mm)	Peso estimado sin corregir (Kg)	Corrección SE	Corrección RE	Referencia
ATA85 GSU11A E 17/ 26	Area M1	353.8	156	-	-	Legendre, 1989

• *Lynx pardina spelaea*.

Las estimaciones del peso de *Lynx pardina spelaea* de Galería pueden verse en la Tabla XV. Es necesario precisar que el fémur siglado ATA82 GSU 0 pertenece a un individuo juvenil, por lo que los valores obtenidos a partir de esta pieza son probablemente subestimaciones del peso de la especie. Sin embargo, estos valores se asemejan mucho al peso estimado a partir del área del M₁, mientras que los estimados a partir de variables del húmero resultan bastante mayores.

En cualquier caso, todas estas estimaciones son bastante mayores que el peso medio de los lince actuales de la península Ibérica, que se sitúa en 9.3 Kg para las hembras y 12.8 Kg para los machos (Beltran y Delibes, 1993), aunque menores que el peso medio de los lince europeos (*Lynx lynx*) que es de unos 28 Kg (ver Apéndice E).

Tabla XV. Peso estimado para *Lynx pardina spelaea* de Galería.

Ejemplares	Medidas empleadas	Media (n) (mm)	Peso estimado sin corregir (Kg)	Corrección SE	Corrección RE	Referencia
ATA82 GSU 0	Fem DT prox	16.5	16.2	16.8	16.2	Apéndice C
	Fem DAP prox	16.6	16.4	16.9	16.4	
ATA83 GSU8 F17/8	Hum DT prox	25.0	22.3	23.3	20.8	
	Hum DAP prox	25.1	25.2	26.0	25.2	
ATA83 GSU8 G18/16	Hum DT dist	26,8	23.2	24.0	23.2	
	Hum DAP dist	21,9	22.9	24.3	22.1	
ATA 91 TN6 DA F25/117 ATA92 TN5 G25	Area M1	80.68 (3)	16.2	-	-	Legendre. 1989

Las variables del fémur son mejores estimadores del peso que las del húmero (figuras 30 y 31 y Tabla II del Apéndice C). Sin embargo, prescindiremos de la estimación a partir del fémur, por tratarse de un individuo juvenil, y del área del M₁ , que debe dar una estimación peor pues no tiene una relación funcional con el peso. La media de los pesos estimados, excluyendo éstos, es de 23,6 Kg.

• *Felis sp.*

Se ha identificado la presencia de félidos de pequeño tamaño en varios niveles de Gran Dolina, pero sólo disponemos de tres restos que permiten realizar

estimaciones del peso, repartidos en otros tantos niveles. La comparación es por tanto difícil. El fragmento distal de húmero procedente de TDW4 da unas estimaciones mayores que los otros dos elementos, sin embargo las diferencias no son significativas ($U=0,0$ $\alpha=0,13$). No obstante, emplearemos para cada nivel la media de las estimaciones realizadas a partir del material procedente del mismo. Es decir, 5,9 Kg para TDW4, 3,4 Kg TDW4b y 3,7 Kg para TD6.

Tabla XVI. Peso estimado de *Felis* sp de Gran Dolina.

Ejemplares	Medidas empleadas	Media (n) (mm)	Peso estimado sin corregir (Kg)	Corrección SE	Corrección RE	Referencia
ATW90 TDW4 G10 8	HumDTD	15,1	5,0	5,2	4,8	Apéndice C
ATW90 TDW4 G10 8	HumDAPD	12,8	6,7	6,9	6,7	
ATA91 TDW4B H9	FemDTP	10,0	3,7	3,8	3,6	
ATA91 TDW4B H9	FemDAPP	9,5	3,0	3,1	3,0	
ATA95 TD6 G17 103	FemDTP	10,1	3,7	3,8	3,7	
ATA95 TD6 G17 103	FemAPP	9,9	3,5	3,6	3,4	
ATA95 TD6 G17 103	FemDTD	17,5	4,0	4,1	4,0	
ATA95 TD6 G17 103	FemDAPD	18,3	3,3	3,5	3,3	

● Familia Mustelidae

• *Mustela* sp.

El peso estimado a partir del área de M1 coincide aproximadamente con los de *Mustela erminea* (125 gr) y *Mustela nivalis* (140 gr) actuales (Vericad, 1970).

Tabla XVII. Peso estimado para *Mustela* sp. de Galería.

Ejemplares	Medidas empleadas	Media (n) (mm)	Peso estimado sin corregir (Kg)	Corrección SE	Corrección RE	Referencia
ATA91 TN6DA G27 ATA89 GSU11 G24/17	Area M1	8.0 (2)	117	-	-	Legendre. 1986.

● Familia Hyaenidae

• *Hyaenidae* indet.

Entre los restos de hiénido de Gran Dolina se encuentran un radio completo y un fragmento distal de fémur procedentes de TD8. Las estimaciones a partir de variables del mismo hueso son muy semejantes, pero las variables del radio dan estimaciones algo mayores que las del fémur (promedios de 79,9 Kg y 66,7 Kg respectivamente). Debemos tener en cuenta que las rectas empleadas para estimar el peso de los hiénidos han sido las construidas para todos los carnívoros. Si observamos la Figura 34 veremos que el diámetro anteroposterior proximal (DAPP) del radio y el transversal distal (DTD) del fémur tienden a subestimar el peso de los hiénidos. La estimación a partir de la variable DTD del fémur es la menor de todas las obtenidas, pero la obtenida usando el DAPP del radio no difiere del resto de las variables medidas en este hueso. En todo caso, parece claro que no debe existir un sesgo muy importante en los pesos estimados. El promedio de todas las estimaciones es de unos 75 Kg, es decir, un peso muy similar al de *Crocota crocota* actual (ver Apéndice D).

● Familia Ursidae

• *Ursus* sp.

Tabla XVIII. Peso es timado para la especie Hyaenidae indet de Gran Dolina.

Ejemplares	Medidas empleadas	Media (n) (mm)	Peso estimado sin corregir (Kg)	Corrección SE	Corrección RE	Referencia
ATA94 TD8 H16 51 T29	RadDAPp	19,9	77,8	84,1	83,1	Apéndice C
	RadDTp	28,4	73,6	79,2	78,8	
	RadDTD	32,0	74,8	80,4	80,0	
	RadDAPD	19,0	72,4	77,7	76,0	
ATA94 TD8 H16 48 T29	FemDTD	48,9	59,3	63,2	64,2	
	FemDAPD	49,7	67,1	70,7	68,7	

● Familia Ursidae

• *Ursus sp.*

Aunque el material de oso procedente de Gran Dolina es relativamente abundante, después de examinar la Figura 34, se han seleccionado las variables que dan estimaciones menos sesgadas (ver tabla XIX). Pese a esta restricción, las estimaciones obtenidas son bastante variables, incluso las obtenidas a partir de un mismo hueso. Esto puede ser debido, al menos en parte, al hecho de que hemos violado uno de los principios de la regresión, al emplear las rectas para interpolar valores que están fuera del rango de los datos originales con las que éstas fueron construidas. Por tanto, en rigor sólo podemos concluir a partir de las variables postcraneales que el peso medio de estos individuos era superior a 200 Kg. Existe, no obstante, una estimación que no está afectada por la restricción

Tabla XIX. Estimaciones del peso de *Ursus sp* por interpolación en las rectas construidas con todas las especies de carnívoros.

Ejemplares	Medidas empleadas	Media (n) (mm)	Peso estimado sin corregir (Kg)	Corrección SE	Corrección RE	Referencia
ATA90 TDW4 F6 1	HumDTP	58,0	200	214	206	Apéndice C
ATA90 TDW4 F6 1	HumDAPP	58,7	237	252	254	
ATA91 TDW4B/3 G9 138	FemDTP	52,0	397	416	419	
ATA91 TD4B G9 98	Area M1	264,2	282			Legendre, 1989
ATA91 TDW4B G9 98	FemDAPP	52,5	402	421	422	Apéndice C
ATA94 TD8 H16 6	HumDTP	65	273	292	281	
ATA94 TD8 H16 6	HumDAPP	71	394	420	422	
ATA94 TD8 H16 6	HumDAPD	75	278	298	292	

anterior. Se trata de la estimación obtenida a partir del área de un M₁ procedente de TDW4, que se sitúa próxima a los 300 Kg, valor que adoptaremos como peso para *Ursus sp* en los cálculos subsiguientes.

4.2.2. Ungulados

- Familia Rhinocerotidae.

•*Stephanorhinus etruscus*.

Tabla XX. Peso estimado para *Stephanorhinus etruscus*.

Ejemplares	Medidas empleadas	Media (n) (mm)	Peso estimado sin corregir (Kg)	Corrección SE	Corrección RE	Referencia
AT90 TDW4 G6 7	R1	336,0	332	-	-	Scott, 1990
	R2	84,4	546	-	-	
	R3	60,6	1109	-	-	
	R4	85,5	424	-	-	
	R5	85,5	550	-	-	
ATA91 TDW4 b/3 H9 71	F5	109,7	764	-	-	
AT TDW 5/3 G9 184	M ₁ Area	96,2	1198	-	-	Janis, 1990
	M ₁ L	37,1	1278	-	-	
	M ₂ L	43,0	1308	-	-	
	M ₂ Area	1211,24	1450	-	-	
	M ₃ L	46,0	1411	-	-	
	M ₃ Area	557,0	1548	-	-	
ATA91 TDW4 G8 134	L M ²	45,7	1327	-	-	
	A M ²	52,7	2685	-	-	
	Area M ²	2408,39	1913	-	-	

El número de restos atribuidos a esta especie y que permiten estimar el peso es reducido. Como vemos en la Tabla XX, las estimaciones procedentes del empleo de diferentes elementos son poco coincidentes. En particular, las estimaciones a partir del radio son excesivamente bajas, lo cual no es explicable por la falta de precisión de las ecuaciones empleadas, pues el %PE de las mismas oscila entre 16% y 24% (Scott, 1990). Sin embargo, hay que recordar que estas rectas de regresión están construidas con todos los ungulados (Artiodáctilos y Perisodáctilos) y que las estimaciones pueden resultar especialmente sesgadas en los extremos del rango de pesos, en nuestro caso en el extremo superior. El

fémur siglado ATA91 TDW4 b/3 H9 71 es en realidad una epífisis distal sin soldar, perteneciente a un individuo inmaduro, por tanto el peso calculado subestima el de la especie. Las estimaciones a partir de variables dentarias son más consistentes, a excepción de la anchura del M². Excluyendo esta última, la media de las estimaciones empleando variables dentarias es 1429 Kg, con una desviación estandard de ± 223 .

El peso de las especies actuales de rinocerontes varia desde los 1000 Kg del pequeño rinoceronte de Sumatra (*Dicerorhinus sumatrensis*) hasta los 2800 Kg que pesan en promedio los rinocerontes blancos (*Ceratotherium simum*). La especie que encontramos en la parte baja de la secuencia de la Gran Dolina sería, por tanto, un rinoceronte de talla pequeña, similar a la del actual rinoceronte de Java (*Rhinoceros sondaicus*), y su peso estaría en torno a los 1400 Kg.

- Familia Equidae.

Existen dos especies de équidos en Atapuerca, que han sido tratadas por separado.

- *Equus* tipo estenoniano.

Esta especie se encuentra en los niveles bajos de Gran Dolina que corresponden al Pleistoceno Inferior. El material empleado para estimar el peso procede de TDW4 y TD6. La media de las estimaciones para esta especie, considerando sólo el material de TDW4 es de 341 Kg, con una desviación típica de $\pm 83,4$. La estimación que más se aparta de este valor es la realizada a partir del diámetro anteroposterior proximal del metatarso (variable Mt3 de Scott, 1990), empleando la ecuación calculada por Scott (1990). No obstante, dicha ecuación tiene un %SEE del 41%, mientras que las ecuaciones calculadas por Alberdi *et al.* (1995) tienen valores del %SEE entre 17,7 y 19,5.

Este peso está próximo al estimado por Alberdi *et al.* para *Equus altidens* (390 Kg) y *Equus stehlini* (320 Kg), y es algo superior al estimado para *E. stenonis*

granatensis (223 Kg) (Alberdi *et al.*, 1995).

Tabla XXI. Pesos estimados para *Equus* tipo estenoniano de Gran Dolina.

Ejemplares	Medidas empleadas	Media (n) (mm)	Peso estimado sin corregir (Kg)	Corrección SE	Corrección RE	Referencia
ATA91 TDW4 G6 22	F5	93	354	-	-	Scott, 1990
ATA91 TDW4 I8 1	Mt4	29,4	351	-	-	Alberdi et al, 1995
	Mt3	26,7	239	-	-	
	Mt3	29,7	562	-	-	Scott, 1990
	Mt5	44,8	274	-	-	Alberdi et al., 1995
	Mt6	36,2	247	-	-	
ATA91 TDW4 G6, 7	R1	327	420	-	-	Scott, 1990
	R2	73,5	326	-	-	
	R3	37,2	319	-	-	
	R4	78,6	298	-	-	
	R5	71,5	297	-	-	
	R6	42,5	403	-	-	
	R7	26,7	337	-	-	
ATA96 TD6 T53 I16 300	L P4	27,3	444	-	-	Janis, 1990

En el nivel TD6 no se ha recuperado ningún M_1 ni ningún elemento del postcraneal que permita una estimación del peso. Por esta razón se ha optado por emplear la longitud del P_4 , ya que esta variable tiene un %PE aceptable (21%). El peso calculado en esta forma es de 444 kg El margen de error de esta estimación incluye la media calculada a partir de los restos de TDW4, por lo cual consideraremos para la población de caballos representada en TD6 el mismo peso que para la de TDW4.

• *Equus caballus*.

El material asignado a la especie *Equus caballus* proviene de Galería y de la

parte superior de Gran Dolina (Van der Made, e. p.).

El material procedente de Gran Dolina y que es utilizable para estimar el peso de esta especie no es demasiado abundante. Se trata solamente dos piezas: una falange y un M1 incompleto. Las estimaciones varían bastante según la pieza que empleemos (ver tabla XXII). Los %SEE de las tres variables de la falange y de la longitud del M1 son muy similares, por lo que no tenemos criterio para seleccionar una u otra. Teniendo además en cuenta lo exiguo de la muestra, la opción más razonable parece ser tomar el valor promedio de las cuatro estimaciones, que es de 398 Kg.

Tabla XXII Peso estimado para *Equus caballus* de la parte alta de Dolina

Ejemplares	Medidas empleadas	Media (n) (mm)	Peso estimado sin corregir (Kg)	Corrección SE	Corrección RE	Referencia
ATA86 TD8 I15 2	LM1	29,8	596			Janis, 1990
ATA94 T31 TD8 I16 65	F4	42,9	318			Alberdi <i>et al</i> 1995
	F5	35,1	337			
	F6	49,1	342			

El material empleado para estimar el peso de los caballos de Galería y el peso resultante puede verse en la Tabla XXIII. Las dos estimaciones que se basan en medidas del fémur siglado ATA83 GSU9 G20 n°4 difieren claramente del resto. Debemos tener en cuenta que este fémur está bastante alterado, por lo que las medidas empleadas son aproximadas. Excluyendo estas, la media de los pesos estimados para la unidad GIII es de 449 Kg con una desviación típica de $\pm 65,8$, siendo el promedio para GII de 374 ± 51 Kg. Podemos estimar, por tanto, el peso de los caballos de Galería en unos 400 Kg.

Tabla XXIII Peso estimado para *Equus caballus* de Galería.

Ejemplares	Medidas empleadas	Media (n) (mm)	Peso estimado sin corregir (Kg)	Corrección SE	Corrección RE	Referencia
ATA91 GSU10 (perfilado).	Area M3	529,8	465			Janis, 1990
ATA83 E19 GSu8 n° 3	Area M2	480,4	389			
ATA83 E19 GSu8 n° 3 .	Area M1	452,1	406			
ATA83 GSU9 G20 n°4	F1	(380,0)	239			Scott, 1990
	F4	(50,0)	686			
ATA83 GSU9 G20 n°4. ATA85 GSU11B F16-G16	F5	100,5	432			
ATA83 GSU9 E21 n° 9	T4	78,5	573			
	T5	48,8	431			
ATA92 TG10C G16 11. ATA93 TG10C G17 50	Area M3	503,49	430			Janis, 1990
ATA91 TN6DA F26 71 . ATA92 TG10C F16 33.	Atra M2	451,70	332			
ATA94 TG10CC H13 70. ATA94 TG10CC G16 94 ATA93 TG10C G17 116.	Area M1	416,9	359			

Existen diferencias significativas entre los pesos estimados a partir de material de la parte baja de Gran Dolina (TDW4 a TD6) y los de Galería ($U=23,5$ $p=0,0194$, $n=22$). Parece claro que los individuos de las poblaciones presentes en Galería eran de mayor tamaño que los de parte baja de Gran Dolina, pero de tamaño similar a los de TD8.

● Familia Bovidae.

• *Bison* sp. de los niveles bajos de Gran Dolina.

En este apartado incluimos el material procedente de TDW4 y TD6. Las estimaciones a partir del material procedente de TDW4 son bastante diferentes según se empleen variables dentarias o del postcraneal. Este hecho podría deberse a limitaciones del método y a la escasez de la muestra. No obstante, también existe la posibilidad de que esté reflejando la existencia de un dimorfismo sexual marcado, como es frecuente en los bovinæ. Por ejemplo, en el bisonte americano, (*Bison bison*) los machos pesan de 540 a 900 Kg, mientras que las hembras pesan entre 320 y 545 Kg (Meagher, 1986), es decir los machos son, en promedio, un 67% mas pesados que las hembras. Por todo ello optaremos por usar la media de todas las estimaciones, es decir 765 ± 183 Kg.

Tabla XXIV. Peso estimado para Bovinae indet. de los niveles bajos de Dolina.

Ejemplares	Medidas empleadas	Media (n) (mm)	Peso estimado sin corregir (Kg)	Corrección SE	Corrección RE	Referencia
ATA91 TDW4 I7 44 ATA91 TDW4 G8 158	Area M1	410,5 (2)	648	-	-	Janis, 1990
ATA91 TDW 4 G8 158	Area M2	459,5	503	-	-	
ATA90 TDW4 E10 6	CENL	51,0	938	993	954	Apendice C
	CENDT	66,2	887	947	951	
	CENDAP	59,2	849	921	967	
ATA94 TD6 G18 32 ATA95 TD6 G16 68	Mc4	66,3 (2)	497	-	-	Scott, 1990
ATA94 TD6 G18 32 ATA95 TD6 G16 68	Mc5	29,6 (2)	311	-	-	Scott, 1990

El material procedente de TD6 nos da estimaciones sensiblemente menores que el de TDW4 (483 Kg con desviación típica de ± 127), especialmente una de las obtenidas a partir del metacarpo (Mc5). Incluso excluyendo esta última estimación, la media pasa a ser 541Kg (desviación típica= 68,5), razón por la cual

optamos por considerar para los individuos de esta población un peso medio diferente al de los de la población representada en TDW4, si bien esta diferencia de tamaño respecto a TDW4 podría no ser tal en el caso ya comentado de un dimorfismo sexual acusado.

• *Ovibos cf. suessenbornensis*.

Esta especie constituye un caso particular del registro paleontológico de Atapuerca, ya que sólo ha sido identificada su presencia en el nivel TD7, en el que está representada por los restos de un único individuo en conexión anatómica y magnífico estado de preservación. Por otra parte, este individuo constituye casi la totalidad del registro de macrovertebrados procedente de este nivel hasta la fecha, razón por la cual TD7 no puede ser incluido en los análisis de la estructura de la comunidad. Sin embargo, estos restos nos ofrecen una interesante posibilidad desde el punto de vista metodológico, como es la de comparar las estimaciones de peso empleando diferentes variables y distintos elementos esqueléticos pertenecientes a un mismo individuo.

La Figura 39 nos permite comparar las estimaciones del peso de esta especie usando distintas variables. Tanto la longitud de los metatarsos como la del húmero y el centrotarsal subestiman claramente el peso de la especie, al igual que el diámetro anteroposterior de la articulación proximal del metatarso (Mt3). Las variables del fémur sobreestiman el peso de la especie, a excepción de la longitud del mismo (variable F1) y el diámetro transversal de la faceta de la rótula (F4), al igual que el diámetro transversal de la articulación distal del metatarso (Mt4). La variable F2, que proporciona una estimación extremadamente anómala, corresponde a la distancia entre el *trocanter major* y *trocanter minor* del fémur.

Tabla XXV. Peso estimado para *Ovibos suessenbornensis*.

Ejemplares	Medidas empleadas	Media (n) (mm)	Peso estimado sin corregir (Kg)	Corrección SE	Corrección RE	Referencia
ATA94 TD7 G16 T30 29	ASTL	63,95	318	328	347	Apéndice C
ATA94 TD6 G17 17	ASTDAP	35,1	327	339	367	
ATA94 TD7 G16 T30 29	ASTDT	40,85	351	370	387	
ATA94 TD7 G16 39	CENL	31,0	264	279	268	
	CENDAP	45,8	374	406	426	
	CENDT	51,2	415	443	445	
ATA94 TD7 G16 46	F1	386	433			Scott, 1983
	F2	108	1094			Scott, 1983
	F3	80	559			Scott, 1983
	F4	45,5	471			Scott, 1983
	F5	87	640			Scott, 1983
ATA94 TD7 G16 20 ATA 94 TD7 G16 T30 ATA94 TD7 G16 19 ATA94 TD7 G16 40	FIPDAPDI	21,45	331	358	356	Apéndice C
ATA94 TD7 G16 20 ATA 94 TD7 G16 T30 ATA94 TD7 G16 19 ATA94 TD7 G16 40	FIPDTDF	25,75	489	517	520	
ATA94 TD7 G16 20 ATA 94 TD7 G16 T30 ATA94 TD7 G16 19 ATA94 TD7 G16 40	FIPDTP	31,95	556	587	610	
ATA94 TD7 G16 20 ATA 94 TD7 G16 T30 ATA94 TD7 G16 19 ATA94 TD7 G16 40	FIPDAPP	34,85	406	437	464	
ATA94 TD7 G16 20 ATA 94 TD7 G16 T30 ATA94 TD7 G16 19 ATA94 TD7 G16 40	FIPDT dist	27,7	492	520	523	
ATA94 TD7 G16 26 ATA94 TD7 G16 22 ATA94 TD7 G17 1 ATA94 TD7 G17 5 Talla 30	FIIDTdiaf	22,25	379	387	370	
ATA94 TD7 G16 26 ATA94 TD7 G16 22 ATA94 TD7 G17 1 ATA94 TD7 G17 5 Talla 30	FIIDAPdist	26,2	352	364	402	
ATA94 TD7 G16 26 ATA94 TD7 G16 22 ATA94 TD7 G17 1 ATA94 TD7 G17 5 Talla 30	FIIPDTDI	23,45	431	441	421	

Tabla XXVI. (Continuación) Peso estimado para *Ovibos suessenbornensis*.

Ejemplares	Medidas empleadas	Media (n) (mm)	Peso estimado sin corregir (Kg)	Corrección SE	Corrección RE	Referencia
ATA94 TD7 G16 26 ATA94 TD7 G16 22 ATA94 TD7 G17 1 ATA94 TD7 G17 5 Talla 30	FIIPDAPP	29,85	362	372	406	Apéndice C
ATA94 TD7 G16 26 ATA94 TD7 G16 22 ATA94 TD7 G17 1 ATA94 TD7 G17 5 Talla 30	DTprox	30,25	541	550	564	
ATA94 TD7 G16 49	H1 H2 H3 H4 H5 H6	287 326 77,4 76,8 80 27,2	133 422 458 463 442 365	- - - - - -	- - - - - -	
ATA 94 TD7 G16 T30 32 ATA94 TD7 G16 T30	Mt1	188,2	71	-	-	
ATA94 TD7 G16 T30 ATA94 TD7 G16 T30	Mt2	47,2	385	-	-	Scott 1990
ATA94 TD7 G16 T30 ATA94 TD7 G16 T30	Mt4	62,1	545	-	-	Scott 1990
ATA 94 TD7 G16 T30 32 ATA94 TD7 G16 T30	Mt3	39,9	249	-	-	
ATA94 TD7 G16 48	T1	391	343	-	-	
ATA94 TD7 G16 48 ATA94 TD7 H17 T30 2	T2	93,5	335	-	-	
ATA94 TD7 G16 48 ATA94 TD7 H17 T30 2	T3	57,1	328	-	-	
ATA94 TD7 G16 48 ATA94 TD7 H17 T30 2	T4	61,5	366	-	-	
ATA94 TD7 G16 48 ATA94 TD7 H17 T30 2	T5	49,3	483	-	-	

El patrón mencionado puede interpretarse en función de las especiales adaptaciones del esqueleto postcraneal del género *Ovibos*. La Figura 40 refleja parte de estas adaptaciones, en concreto las singulares proporciones de los huesos largos de las extremidades posteriores, respecto al resto de los artiodáctilos. El fémur es proporcionalmente mucho más largo y los metatarsos mucho más cortos que en el resto de los artiodáctilos. En general las extremidades de *Ovibos* resultan extremadamente cortas, debido a un acortamiento de la longitud de los elementos más distales (metápodos y primeras falanges). En el caso del buey almizclero actual (*Ovibos moschatus*) esta morfología puede interpretarse como una adaptación al ambiente extremo donde habita . El buey almizclero puede encontrarse en las tundras del norte

de Canadá e Islandia, y ha sido también reintroducido en Europa. En estas regiones la temperatura media anual es de unos 4,2 °C (Gray & Grzimek, 1989; Griggo, 1996) y que permanecen cubiertas de nieve gran parte del año, convirtiéndose en verano en terrenos blandos y encharcados. La reducción de la longitud de la extremidades puede interpretarse como un ejemplo de la regla de Allen: al tener menor superficie las pérdidas de calor son menores (Margalef, 1991). Otra característica de *Ovibos* es el gran diámetro transversal de las articulaciones distales de los metápodos, debido a la presencia de un surco intertroclear ancho (Köhler, 1993). Esta última característica puede interpretarse como una adaptación a terrenos blandos, ya que aumenta la superficie de apoyo sobre el suelo, disminuyendo por tanto la presión.

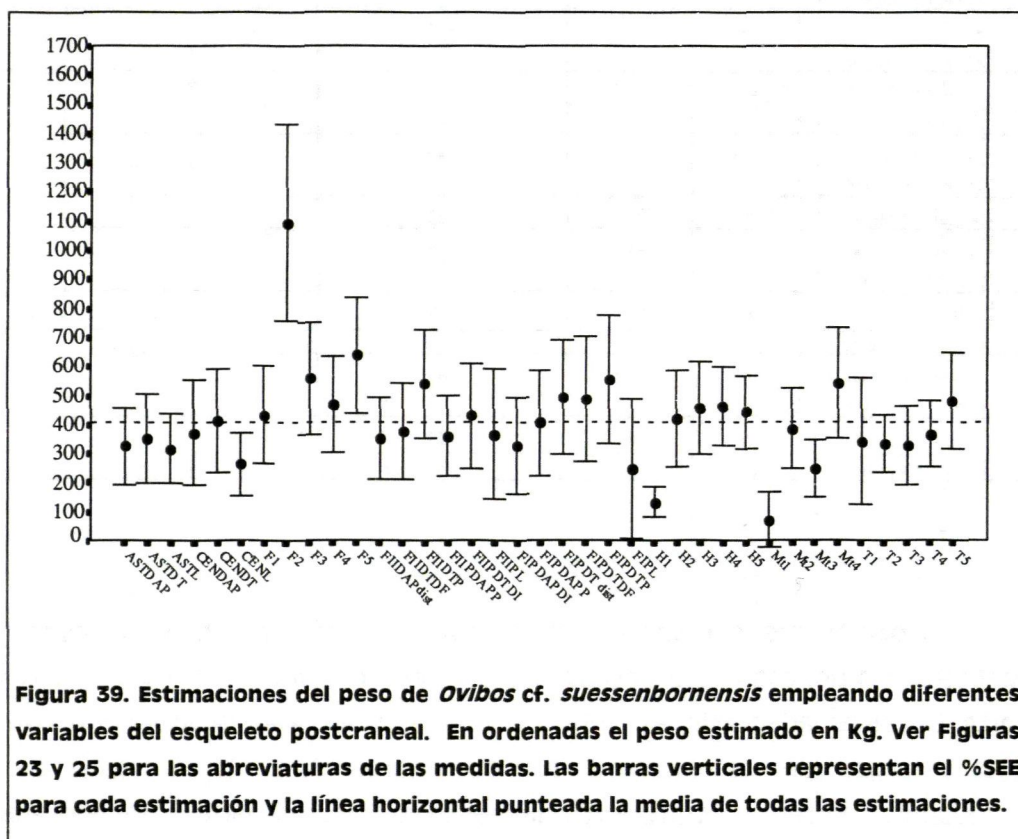


Figura 39. Estimaciones del peso de *Ovibos cf. suessenbornensis* empleando diferentes variables del esqueleto postcraneal. En ordenadas el peso estimado en Kg. Ver Figuras 23 y 25 para las abreviaturas de las medidas. Las barras verticales representan el %SEE para cada estimación y la línea horizontal punteada la media de todas las estimaciones.

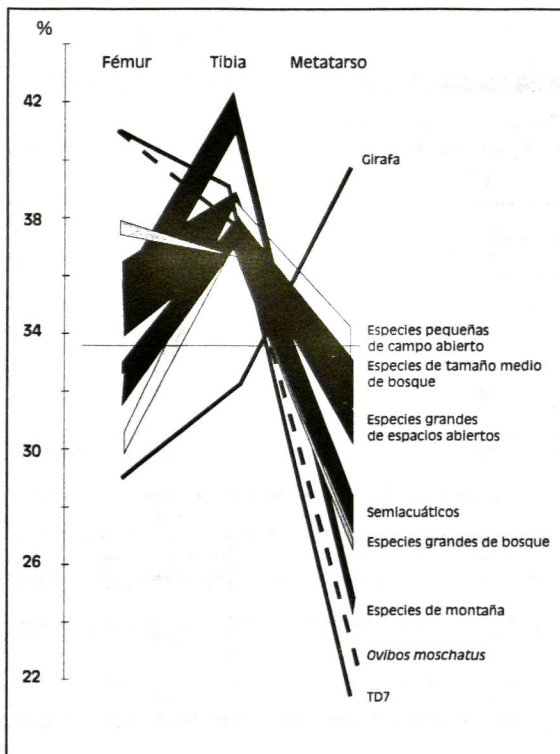


Figura 40. Proporciones de los huesos largos de la extremidad posterior de artiodáctilos, diferenciando grupos de diferentes ambientes, y del ejemplar de TD7. Las proporciones de *Ovibos* difieren de las del resto de los bóvidos por poseer un fémur muy largo y un metatarso muy corto. (Redibujado de Köhler, 1993.)

Los caracteres mencionados del esqueleto de *Ovibos moschatus* están presentes también en el bóvido de TD7, por lo que podríamos inferir que esta especie estaría también adaptada a climas fríos. Sin embargo, esta interpretación ecomorfológica cuenta con una evidencia en contra, ya que en Venta Micena está presente una especie de *Praeovibos* que exhibe también una gran robustez de los metatarsos, acompañado de una fauna, entre la que se encuentra una especie de hipopótamo, que no parece compatible con un clima muy frío (Moyá-Solá, 1987).

Otra consecuencia importante del patrón observado es que debemos evitar el empleo de las variables que reflejan estas particulares adaptaciones a la hora de estimar el peso de la especie fósil. Eliminando estas variables la media de las estimaciones sería de 413 ± 71 Kg. El peso del buey almizclero actual oscila entre los 180 a 200 Kg para las hembras y los 265-380 Kg para los machos, por lo que la especie del Pleistoceno sería probablemente de mayor tamaño que la actual.

• *Bovinae* indet. de Galería.

Tabla XXVII. Peso estimado para *Bovinae* indet de Galería.

Ejemplares	Medidas empleadas	Media (n) (mm)	Peso estimado sin corregir (Kg)	Corrección SE	Corrección RE	Referencia
ATA 82 GSU4 G16 n°1	(Mt2)	56,7	657	-	-	Scott, 1990
	(Mt3)	56,6	720	-	-	
	(Mt4)	66,5	657	-	-	
ATA 82 GSU4 F16 n°1 ATA 82 GSU4 F16 n°2	FIPDAPP	34,9 (2)	406	437	464	Apéndice C
ATA 82 GSU4 F16 n°1 ATA 82 GSU4 F16 n°2	FIPDTP	32,5 (2)	582	614	638	
ATA 82 GSU4 F16 n°1 ATA 82 GSU4 F16 n°2	FIPDTDI	33,6 (2)	810	856	860	
ATA 82 GSU4 F16 n°1 ATA 82 GSU4 F16 n°2	FIPDAPDI	24,9 (2)	528	570	568	
ATA 82 GSU4 F16 n°3 ATA 82 GSU4 G16 n°2	FIIPDAPP	38,6 (2)	793	816	890	
ATA 82 GSU4 F16 n°3 ATA 82 GSU4 G16 n°2	FIIPDTP	34,4 (2)	745	758	777	
ATA 82 GSU4 F16 n°3 ATA 82 GSU4 G16 n°2	FIIPDTDI	28,8 (2)	716	731	670	
ATA 82 GSU4 F16 n°3 ATA 82 GSU4 G16 n°2	FIIPDAPDI	35,2 (2)	789	806	770	
ATA85 GSU8 F17 25	T2	107	486	-	-	Scott, 1990
	T3	47	170	-	-	
ATA92 TN8 E29 S/c	F5	87,6	459	-	-	
ATA92 TG10B F20 189 ATA94 TG10CC G13 1	AreaM3	507 (2)	427	-	-	Janis, 1990
ATA91 TG10B H16 3	T4	64,2	412,6	-	-	Scott, 1990
	T5	51	534,7	-	-	
ATA92 TG10CC I14 12	ASTDT	64,0	1275,8	-	-	Apéndice C
	ASTDAP	53,0	1089,9	-	-	
	ASTL	86,6	819,8	-	-	

Los pesos estimados a partir de los restos procedentes de Galería son mayores que los estimados para las poblaciones representadas en Dolina. No existen diferencias significativas entre los valores estimados para las poblaciones de GII (679 ± 131 Kg) y GIII (717 ± 351 Kg) ($U=42,0$ $P=1,000$). Las estimaciones realizadas tomando medidas del astrágalo siglado ATA92 TG10CC I14 12 resultan mucho mayores que la media del resto. No obstante, esta diferencia sería explicable por un dimorfismo sexual acusado (ver más arriba). Por otra parte, la variable T3 de la tibia da una estimación extremadamente baja, por lo que se ha excluido al calcular la media de las estimaciones y el test de Mann-Whitney que

compara las estimaciones obtenidas empleando material de diferentes niveles. En los análisis de la estructura de las comunidades consideraremos un peso de unos 700 Kg para los bóvidos de Galería (GII y GIII).

•*Megaloceros* sp

El material de *Megaloceros* sp que permite una estimación del peso de esta especie procede en su mayoría de la parte baja de Gran Dolina a excepción de un astrágalo recuperado en TD8. No parece haber ninguna diferencia entre las estimaciones a partir de material de la parte baja de Dolina y las obtenidas a partir de material de TD8. La media de todas las estimaciones para esta especie es 405 ± 59 Kg., es decir un peso similar al del alce actual (*Alces alces*) (Apéndice E).

Tabla XXVIII. Peso estimado para *Megaloceros* sp.

Ejemplares	Medidas empleadas	Media (n) (mm)	Peso estimado sin corregir (Kg)	Corrección SE	Corrección RE	Referencia
ATA90 TDW4 G8 84	M3 Area	686,81	449			Janis, 1980
ATA91 TDW4 G8 49	ASTL	78,2	417	433	427	Apéndice C
	ASTDT	43,8	443	465	463	
	ASTDAP	48,1	403	414	408	
ATA90 TDW TD4 G7 49 ATA90 TDW (Limite TD3-4) ATA90 TDW4 G8 65	MC2	55,1	377	-	-	Scott, 1980
ATA90 TDW TD4 G7 49 ATA90 TDW (Limite TD3-4) ATA90 TDW4 G8 65	MC3	39,4	546	-	-	Scott, 1980
ATA90 TDW4 G8 65	MC4	61,0	377			Scott, 1980
ATA91 TDW4 b3F11 85	CENL	38,5	388	399	412	Apéndice C
ATA91 TDW4 b3F11 85	CENDT	45,4	363	415	394	
ATA91 TDW4 b3F11 85	CENDAP	46,7	370	372	369	
ATA91 TDW4b/3 E10 19	R5	63,3	287	-	-	Scott, 1980
ATA91 TDW4B E11 1	H4	71,2	387	-	-	
ATA94 TD8 G17 T28 5	ASTDT	48,5	411	423	416	Apéndice C
	ASTL	72,8	341	353	349	

• *Dama dama*

Varios autores han señalado la existencia de una tendencia a la reducción de tamaño en la línea evolutiva de *Dama* (por ejemplo Lister, 1986). En la secuencia de Atapuerca pueden verse algunos cambios en el peso estimado para las poblaciones de los diferentes niveles, pero el patrón no parece sencillo de interpretar (Figura 41). Los individuos de las poblaciones de *D. dama* cf. *vallonetensis* del Pleistoceno Inferior de Atapuerca (niveles TDW4 a TD6) eran de mayor tamaño que los de las poblaciones del Pleistoceno Medio, representados en la muestra por los restos procedentes del nivel TD8 (ver tabla XXIX y Figura 41). El valor medio de las estimaciones a partir de las muestras de TDW4, TDW4b y TD6 es de 105 Kg ($\sigma=15$), mientras que para TD8 es de 78 Kg ($\sigma=8$). Sin embargo, los pesos estimados para las poblaciones de *Dama dama* de GII y GIII son superiores a los de TD8. Esta diferencia podría deberse a un problema del método empleado, ya que en el caso de TD8 se han empleado variables del postcraneal, mientras que en Galería solamente han podido utilizarse variables de la dentición. Sin embargo, en los niveles donde se han empleado ambos tipos de variables, las variables de la dentición suelen dar estimaciones más bajas que las del postcraneal, salvo en el caso del M₃. Por otra parte, las estimaciones usando el M₃ dan siempre valores mayores que los obtenidos empleando otras variables. Si aceptamos que las variables del M₃ sobreestiman el peso para la población, no habría grandes cambios de tamaño en *Dama dama* a lo largo de la secuencia estudiada.

Pese a todo, parece claro que los individuos de la población representada en TD8 debían ser más pequeños que los de las poblaciones del Pleistoceno inferior, representados en la parte baja de Gran Dolina, y probablemente también más pequeños que los de las poblaciones representadas en Galería (Figura 41). El test de Mann-Whitney indica diferencias significativas ($\alpha < 0,05$) entre las estimaciones de peso a partir de material de TD8 y las del resto de niveles (ver tabla XXX). No obstante, estas diferencias también podrían deberse al pequeño tamaño de la muestra y a la pseudorreplicación. Se produce pseudorreplicación cuando la relación de dependencia entre los casos (en nuestro caso las estimaciones de peso) no es la misma en todas las unidades muestrales (en nuestro caso los niveles). Indudablemente, la pseudorreplicación es un problema real, pues las observaciones no son independientes, no sólo porque podamos estar empleando distintos elementos esqueléticos pertenecientes al mismo individuo sino porque además estamos tomando distintas medidas en un

mismo elemento esquelético. Al fin y al cabo, el número mínimo de individuos de esta especie en TD8 es 1, de manera que, en rigor, no podemos rechazar la hipótesis de que todos estos elementos procedan de un individuo de pequeño tamaño, que en realidad no representa el tamaño medio de los gamos de esta población. La respuesta sólo puede obtenerse con una muestra mayor, pero por el momento nos quedaremos con ese peso en torno a 80 Kg para los gamos de TD6, y éste será el peso que emplearemos en los análisis de la estructura de la comunidad.

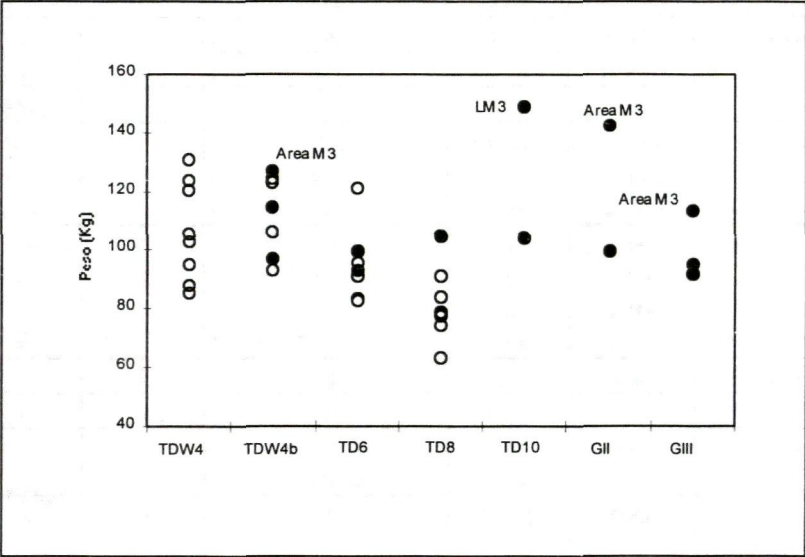


Figura 41. Estimaciones del peso de *Dama dama* de Atapuerca (ver detalles en las tablas). Círculos blancos, estimaciones a partir de variables del postcraneal; círculos grises, a partir de variables de la dentición. Se indican las estimaciones obtenidas a partir de la longitud y el área de M3.

Tabla XXIX. (página siguiente). Test de la U de Mann-Withney para las estimaciones de los pesos de *Dama dama* entre diferentes niveles de Gran Dolina. Sobre la diagonal se sitúan los valores de α , y bajo ella los valores del estadístico U. Las estimaciones para TD8 difieren significativamente de las del resto de los niveles.

	n	TDW4	TDW4b	TD6	TD8
TDW4	8		0,2766	0,1525	0,0014
TDW4b	9	24,5		0,14	0,0001
TD6	6	15,5	8,5		0,0136
TD8	9	6,5	2	10,5	

Tabla XXX. Peso estimado para *Dama dama* de Gran Dolina

Ejemplares	Medidas empleadas	Media (n) (mm)	Peso estimado sin corregir (Kg)	Corrección SE	Corrección RE	Referencia
ATA91 TD4b H7 42 ATA91 TDW4 H9 20	FIPDAP prox	23,7	118	123	118	Apéndice C
	FIPDT prox	18,6	101	106	105	
	FIPDAP dist	16,3	129	134	128	
	FIPDT dist	15,8	93	96	94	
	FIPDT diaf	14,8	117	124	123	
ATA90 TDW4 H10 6	CENDAP	25,0	61	63	62	
	CENDT	30,0	82	88	83	
	CENL	23,6	96	101	104	
ATA91 TDW4b F10 43	Area M1	166,4	97	-	-	Janis, 1990
	Area M2	227,36	114	-	-	Janis, 1990
	Area M3	206,0	127	-	-	Janis, 1990
ATA91 TDW4b H9 60	MT 2	32	124	-	-	Scott, 1990
	MT 3	30,3	106	-	-	
	MT 4	36,6	123	-	-	
	MT 5	19,2	93	-	-	
ATA94 TD6 T36 I18 22	Mc5	18	83	-	-	Scott, 1990
ATA94 TD6 I16 16	H4	45,24	121	-	-	
ATA94 TD6 I18 40	Area M1	152	83,21569	-	-	Janis, 1980
	Area M2	196,24	99,65193	-	-	
ATA94 TD6 T38 G17 6 ATA95 TD6 G17 T40/41 197 ATA95 TD6 G17 197	CENDT	29,467	79	85	81	Apéndice C
	CENL	21,467	73	77	80	
	CENDAP	28,05	84	86	86	
ATA94 TD8 28 G16 34 ATA94 TD8 H16 28	MC4	31,05	78	-	-	Scott 1990
	H4	40,4	84	-	-	
ATA94 TD8 H16 26 T28	H5	41,85	91	-	-	
ATA94 TD8 I16 46	T5	27,65	79	-	-	
ATA94 TD8 H16 T28 39	ASTDT	26,0	73,287384	75	74	Apéndice C
	ASTDAP	22,8	74,200115	78	77	
	ASTL	39,5	61,498576	64	63	
ATA87 TD10 I12 4	LM2	19,5	104	-	-	Janis, 1990
	LM3	27,4	150	-	-	

Tabla XXXI. Peso estimado para *Dama dama* de Galería.

Ejemplares	Medidas empleadas	Media (n) (mm)	Peso estimado sin corregir (Kg)	Corrección SE	Corrección RE	Referencia
ATA85 GSU-11b F21 ATA83 F17 GSu8 n°16 GSU-11b F20 n, 11 F18 n°16 Gsu3 ATA85 GSU11B F18 n°4 AT85 GSU12F19 ATA92 TG10B G19 15	Area M1	203,7 (7)	95	-	-	Janis, 1990
ATA82 GSU11 G17 n°3 F18 n°16 Gsu3 ATA85 GSU11B F18 n°4 GSU-11b F20 n, 11 ATA85 GSU-11b F21	Area M2	249,4 (5)	92	-	-	
ATA85 GSU11B F18 n°4 F18 n°16 Gsu3 AT85 GSU12F19 ATA82 GSU11 G17 n°3	Area M3	317,3 (4)	134	-	-	
ATA93 TG10C F17 126	Area M2	263,16	100	-	-	
ATA92 TG10B G19 95 ATA93 TG10C F17 141 ATA94 TG10D H17 18	Area M3	330,6 (3)	143	-	-	

***Cervus elaphus* .**

Cervus elaphus experimentó una drástica reducción de tamaño durante el Pleistoceno Medio (Azanza y Sánchez, 1990). En la secuencia de Atapuerca se detectan algunos cambios en el peso de los ciervos, que pudieran ser interpretados en este sentido. Los pesos estimados para la población representada en TDW4 son significativamente superiores a los estimados para los otros niveles (ver tabla XXXII). La gráfica representada en la Figura 42 sugiere una disminución del peso medio de la especie desde el Pleistoceno Inferior al Pleistoceno Medio. Sin embargo, hay que precisar que las estimaciones para las poblaciones del Pleistoceno Inferior se basan únicamente en una falange procedente de TDW4 y un centrotarsal y un M₁ procedentes de TD6. A esto hay que añadir que las estimaciones del peso de los ciervos del Pleistoceno se han obtenido casi en su totalidad a partir de medidas del postcraneal, mientras que el material empleado de Galería está constituido solamente por dientes. Si tenemos esto en cuenta, no parece haber diferencias entre el tamaño de los ciervos de Galería y los de TD6. En todo caso, las estimaciones son marcadamente

superiores al peso de los ciervos actuales de la península Ibérica, que es de unos 115 Kg en promedio (80-100 Kg las hembras y 130-150 Kg los machos (Castells y Mayo, 1993)).

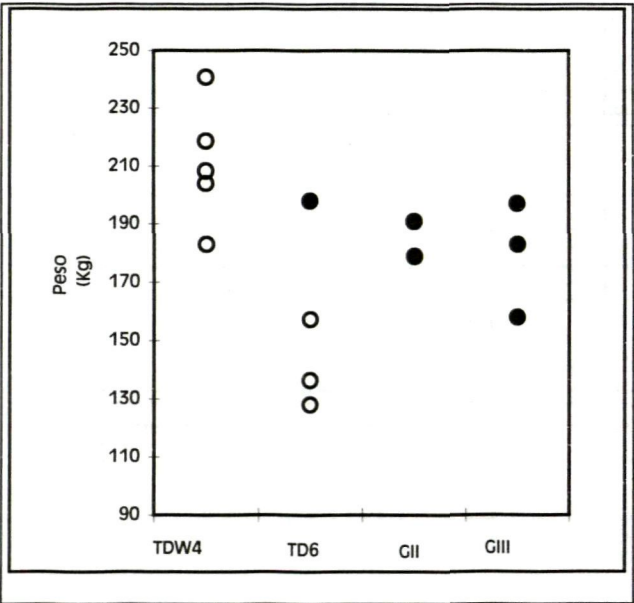


Figura 42. Pesos estimados para *Cervus elaphus*, empleando variables del postcraneal (círculos blancos) y de la dentición (círculos oscuros).

Tabla XXXII. Test de la U de Mann-Whitney para las estimaciones del peso de *Cervus elaphus* de diferentes niveles. Nivel de significación (α) sobre la diagonal, valor de la U bajo la misma.

	n	TDW4	TD6	GIII
TDW4	5		0,03	0,07
TD6	4	1		0,4
GIII	3	1,5	3	

Los promedios de las estimaciones a partir de material de GII y GIII son muy similares (185 y 179 Kg respectivamente). Consideraremos, por tanto un peso medio de 180 Kg para los ciervos de Galería.

Tabla XXXIII Peso estimado para *Cervus elaphus* de Gran Dolina.

Ejemplares	Medidas empleadas	Media (n) (mm)	Peso estimado sin corregir (Kg)	Corrección SE	Corrección RE	Referencia
ATA91 TDW4B F10 13	FIPDAPP	28,5	200	208	200	Apéndice C
	FIPDTP	23,2	175	183	183	
	FIPDAPD	19,5	204	213	203	
	FIPDTD	22,3	213	221	216	
	FIPDTDF	19,4	229	242	240	
ATA94 TD6 H18 T38 20	CENDAP	33,97	154	158	157	
	CENDT	35,12	123	131	125	
	CENAlt	26,05	127	134	139	
ATA95 TD6 G17 207	Area M1	255,2	198			Janis, 1980

Tabla XXXIV. Peso estimado para *Cervus elaphus* de Galería.

Ejemplares	Medidas empleadas	Media (n) (mm)	Peso estimado sin corregir (Kg)	Corrección SE	Corrección RE	Referencia
Galería GSU- ATA88 TG10 GSU-12 F20 6 ATA82 GSU-3 F17 10 ATA88 TG10A F16 9 ATA88 TG10 GSU12 F20 6 ATA88 TG10A G21 40 ATA82 Gsu-3 F17 23 ATA88 TG10A F16 9 ATA88 TG10A F22 14	Area M1	243,7 (10)	183	-	-	Janis, 1990
ATA85 GSU-12 F19, 2 ATA88 TG10 GSU12 F20 6 ATA88 TG10A G21 40 ATA88 TG10 GSU-12 F20 6 ATA82 GSU-3 F17 10 AT85 GSU12F19 ATA88 TG10A F16 9	Area M2	276,9 (7)	158	-	-	
ATA85 GSU-12 F19, 2 ATA83 GSU9 E20 ATA88 TG10A G21 50 ATA82 GSU-3 F17 10 ATA83 GSU9 E20 ATA88 TG10A G21 50	Area M3	406,3 (6)	197	-	-	
ATA92 TG10C H17 22 ATA92 TN5 G25 35	Area M2	311,2 (2)	191	-	-	
ATA92 TN5 G25 35 ATA93 TG10C 17 28 ATA93 TG10C 8 ATA92 TG10B F19 314 ATA92 TG10B E19 3	Area M3	381,2 (5)	179	-	-	

4.2.3. Roedores

El peso de las especies de roedores se ha estimado a partir del área del M1 empleando la ecuación publicada por Legendre (1989), única metodología desarrollada hasta el momento para este fin. Estas estimaciones pueden verse en las tablas XXXVI a XLI. Las medidas de longitud y anchura de los dientes, a partir de las cuales se ha calculado el área proceden de Cuenca *et al.* (1995), Cuenca *et al.* (e. p.) y Laplana (com. per.).

Antes de seguir es preciso aclarar que Legendre (1989) no emplea ningún factor de corrección a la hora de calcular sus rectas de regresión para estimar el peso a partir del área del M1, ni calcula el %SEE ni el %PE de las mismas. Tampoco discute en detalle el modo en que cada familia de roedores se ajusta a la recta de regresión. Sin embargo, una mirada a la gráfica de la Figura 12 de Legendre (1989) revela que el peso de las especies de roedores grandes puede resultar sistemáticamente subestimado empleando la ecuación de la recta construida para todas las familias de roedores. Para confirmar si esto es así y en caso afirmativo cuantificar el error porcentual cometido al emplear esa ecuación, se ha estimado el peso de los *hystriidae* y *castoridae* de las mismas especies que incluyó Legendre en la construcción de la recta empleando dicha recta y los datos originales de Legendre. Así obtenemos un peso estimado, que restando del peso real que figura en el Apéndice de Legendre y multiplicándolo por 100 nos da el error de predicción porcentual (%PE) para cada especie. El resultado se muestra en la Tabla XXXV. En esta tabla destacan dos cosas: por un lado la gran diferencia entre el peso estimado para *Hystrix cristata* y su peso real según Legendre (40%), y por otro el escaso error cometido para *Hystrix africaeaustralis* (3,48%). Sin embargo, si consideramos que el peso real de estas especies es el que figura en el Apéndice D de esta Tesis, es decir, 12,5 Kg para *H. cristata* y 17 Kg para *H. africaeaustralis* en lugar de los empleados por Legendre, el error desciende al 14,81% para el primero y asciende al 29,19% para el segundo. Estas cifras son mucho más coherentes entre sí. Es fácil ver que todas estas discrepancias pueden explicarse por una errata en el Apéndice de Legendre (1989) donde figuran los pesos de las especies que este autor empleó para construir sus rectas, una errata consistente en intercambiar los pesos de *H. cristata* e *H. africaeaustralis*. Utilizando estas últimas cifras, el error promedio al estimar el peso de las especies actuales de puercoespines es del 19,6%.

Tabla XXXV. Peso estimado (Pe) y peso real (Pr) de las especies de grandes roedores actuales según los datos de Legendre (1989) y error porcentual de la estimación ((Pr-Pe/Pe)100).

	Pe (g)	Pr (g)	(Pr-Pe/Pe)100
<i>Hystrix africaeaustralis</i>	12037	12472	3,48
<i>Hystrix brachyura</i>	6766	8000	15,42
<i>Hystrix cristata</i>	10647	18000	40,84
<i>Castor fiber</i>	10390	13499	23,03

Ahora podemos corregir las estimaciones del peso de estos grandes roedores sumando al peso obtenido empleando la recta original el porcentaje en que esta recta subestima en promedio el peso de estas especies. Al aplicar estas correcciones obtenemos un peso de unos 22 Kg para *Castor fiber* de Atapuerca (Tabla XXXIX) es decir, muy similar al peso medio de los castores actuales (ver Apéndice D). Las dos especies de puercoespín del Pleistoceno de Atapuerca tendrían un peso próximo a 10 Kg.

Tabla XXXVI. Peso estimado para las especies de la familia Hystricidae y peso corregido según se explica en el texto.

Especie	Nivel	Area M1	Peso estimado	Peso corregido
<i>Hystrix refossa</i>	TD6Au	48,3	8295	9920
<i>Hystrix vinogradovi</i>	GII	47,36	7023	7795

Tabla XXXVII. Peso estimado para Marmota sp.

Especie	Nivel	Area M1	Peso
<i>Marmota</i> sp.	TD4	19,44	1472,29
	TD6inf	23,35	2296,00

Tabla XXXVIII. Pesos estimados para las especies de Arvicolinos.

Especie	Nivel	Area M1	Peso
<i>Allophaiomys chalinei</i>	TD4	2,65	44,48
	TDW4B	2,94	53,51
	TD6inf	3,06	57,50
<i>Arvicola cf. sapidus</i>	TD10	6,03	189
<i>Arvicola sapidus</i>	GII	5,86	179,53
<i>Iberomys aff. huescarensis</i>	TD4	2,64	44,19
	TDW4B	2,91	52,62
	TD6inf	2,56	42,09
<i>Iberomys sp</i>	TD6Au	2,67	50
	TD8 inf	2,86	50,86
<i>Iberomys breccensis</i>	GII	2,93	53,18
	GIII	3,30	65,61
<i>Mimomys savini</i>	TD4	4,64	119,03
	TDW4B	5,09	140,01
	TD6inf	4,58	116,63
	TD6Au	4,99	150
	TD8 inf	5,05	138,48
<i>Pliomys episcopalis</i>	TD4	3,00	55,38
	TDW4B	3,09	58,25
	TD6Au	3,03	62
<i>Pliomys lenky</i>		3,98	91,111
<i>Pliomys lenki</i>	GIII	3,34	66,94
<i>Stenocranius gregaloides</i>	TD4	2,35	36,06
<i>Stenocranius gregaloides</i>	TDW4B	2,32	35,39
<i>Terricola aff. arvalidens</i>	TDW4B	2,40	37,54
<i>Terricola atapuerquensis</i>		0,63	3,562
<i>Microtus sp</i>	TD6inf	2,57	42,34
<i>Microtus sp</i>	TD6Au	2,65	49
<i>Microtus sp</i>	TD8 inf	2,98	54,82
<i>Microtus aff. arvalis</i>	GIIb	2,23	33,03
<i>Microtus jansoni</i>	GII	2,53	41,25

Tabla XXXIX Peso estimado para *Castor fiber* y peso corregido según se explica en el texto.

Especie	Nivel	Area M1	Peso estimado	Peso corregido
<i>Castor fiber</i>	TD6Au	74,63	17780	21869

Tabla XL. Peso estimado para *Allocricetus* sp.

Especie	Nivel	Area M1	Peso
<i>Allocricetus</i> sp	TDW4B	2,28	34,25
	TD6inf	2,32	35,21
	TD6Au	2,35	40
	TD8 inf	2,52	40,75

Tabla XLI Peso estimado para las especies de múridos.

Especie	Nivel	Area M1	Peso
<i>Apodemus</i> cf. <i>flavicollis</i>	TD4	1,80	22,60
	TDW4B	1,67	19,76
	TD6inf	1,68	20,04
<i>Apodemus</i> aff. <i>flavicollis</i>	TD6Au	1,74	23,00
<i>Apodemus</i> cf. <i>flavicollis</i>	TD8 inf	1,80	22,67
<i>Apodemus</i> aff. <i>flavicollis</i>	TD10	1,88	24,57
<i>Apodemus</i> <i>sylvaticus</i>	GII	1,83	23,37
	GIII	1,97	26,48
<i>Eliomys</i> <i>quercinus</i>	TDW4B	2,42	38,07
	TD6inf	2,25	33,45
	TD6Au	2,34	39,00
	TD8 inf	2,51	40,50
	TD10	2,82	49,9
	GIII	1,60	18,36

4.2.4. Insectívoros

Al igual que en el caso de los roedores, el peso de los insectívoros se ha estimado a partir del área del M₁ (Legendre, 1989). Los pesos estimados se muestran en las tablas XLII a XLIII.

Tabla XLII. Pesos estimados para las especies de la Familia Talpidae.

Especie	Nivel	Area M1	Peso
<i>Talpa</i> sp	TD6inf	2,84	50,38
<i>Galemys</i> sp	TD6inf	3,05	56,93

Tabla XLIII. Peso estimado para *Erinaceus* sp.

Especie	Nivel	Area M1	Peso
<i>Erinaceus</i> sp	TD8 inf	22,14	1850

Tabla XLIV. Pesos estimados para las especies de sorícidos.

Especie	Nivel	Area M1	Peso
<i>Crocidura</i>	TD8 inf	1,70	20,37
<i>Crocidura</i> sp	TD4	1,67	19,92
	TD6inf	1,54	17,27
	TDW4B	1,67	19,82
<i>Beremendia fissidens</i>	TD6inf	5,85	179,00
	TD6Au	5	135
Soricinae 1	TDW4B	1,42	7,11
Soricinae 2	TDW4B	1,04	4,02
Soricinae indet A	TD8 inf	1,25	12,01
Soricinae indet B	TD6inf	1,59	18,15
Soricinae indet C	TD6inf	1,08	9,22
<i>Sorex</i> sp	TD6Au	1,34	2,23

Acordado el tribunal suscribe en el día
de la fecha, acorda calificar la presente Tesis
doctoral con APTO CUM LAUDE POR UNANIMIDAD
MADRID, 27 de Noviembre 1997

A E. Y. J.
R. C. C. C. C.

Jorge Morales
E. Y. J.